

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Ecología



TESIS DOCTORAL

**Respuestas estructurales y funcionales de comunidades arvenses a
diferentes distancias de siembra en un cultivo de cereal ecológico**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

María Eva Hernández Plaza

Directores

José Manuel de Miguel Garcinuño

Luis Navarrete Martínez

Madrid, 2016



RESPUESTAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE COMUNIDADES ARVENSES A DIFERENTES DISTANCIAS DE SIEMBRA EN UN CULTIVO DE CEREAL ECOLÓGICO

TESIS DOCTORAL

María Eva Hernández Plaza

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

iMiDRA
Instituto
Madrileño de
Investigación
y Desarrollo
Rural, Agrario
y Alimentario

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología



**RESPUESTAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE
COMUNIDADES ARVENSES A DIFERENTES DISTANCIAS
DE SIEMBRA EN UN CULTIVO DE CEREAL ECOLÓGICO**

María Eva Hernández Plaza

Madrid, 2015

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Ecología



**RESPUESTAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE
COMUNIDADES ARVENSES A DIFERENTES DISTANCIAS
DE SIEMBRA EN UN CULTIVO DE CEREAL ECOLÓGICO**

Memoria para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas presentada por

María Eva Hernández Plaza

Bajo la dirección de los doctores:

José Manuel de Miguel Garcinuño y Luis Navarrete Martínez

Madrid, 2015

La Doctoranda

VºBº del Director

VºBº del Director

Mª Eva Hernández Plaza

Jose Manuel de Miguel Garcinuño

Luis Navarrete Martínez

A Carmen y Jesús, mis padres

A Sara, mi hermana

AGRADECIMIENTOS

Este ha sido un viaje largo, con paradas, rodeos y algunos extravíos. Un viaje que ha ido entremezclándose con la vida, tomando de esta lo que ha ido necesitando. Me he reprochado a veces no ir en un tren más rápido, pero este paseo me ha permitido equivocarme y volver a entusiasmarme, aprender de vuestras miradas para lo que viene, conoceros a algunas, y eso no lo cambio por nada. Aquí mis agradecimientos a quienes habéis hecho posible este viaje.

A mis directores, José Manuel de Miguel en la UCM y Luis Navarrete en el IMIDRA, centro donde también realicé la parte experimental de este trabajo. Conocí a José Manuel cuando me engancharon sus clases en la asignatura de Ecología de los Recursos Naturales. Durante esta tesis ha compartido conmigo sus minuciosas observaciones, me ha obligado a cuestionarme lo que daba por supuesto y a ir un poquito más allá en mis reflexiones. Luis, “el aprendiz”, me ha enseñado desde la humildad, el respeto por este trabajo, el cuestionamiento continuo y la perseverancia de quien lleva más de veinte años resistiendo frente a quienes consideran que un campo de golf privado es más necesario que un experimento a largo plazo.

Gracias a ambos por vuestro apoyo.

En el IMIDRA muchas personas me brindaron su ayuda y cariño a lo largo del tiempo que allí estuve.

Remedios Alarcón iba a ser mi tutora y acabo siendo, sobre todo, una gran amiga. Gracias por aguantar(me), por tu espíritu crítico y por tu mezcla de ciencia y activismo. Gracias por compartir conmigo tu sabiduría y algo del arte del buen vivir. María Jesús Sánchez me ayudó con sus consejos y su buen hacer en los primeros momentos de esta tesis. Andrés Bermejo, Fidel Berlinches y Noelia Rodríguez estuvieron conmigo “rodillas en campo” combinando un trabajo excelente con el buen humor y el cariño. Gracias por soportar mis cambios de opinión en medio de los muestreos, por sacar a *amita* de sus malos humores y hacerme reír, y por perdonar y salvar todos mis despistes. Gonzalo Muriedas, ¡gracias! que habría hecho sin ti en los primeros muestreos. Olvida que casi te rompo la cabeza en mis primeros pinitos con la sembradora ☺. Cristina Redondo, Águeda González, Pilar García, Miguel... gracias por dejar siempre la puerta abierta a mis peticiones de ayuda y consejos experimentados.

En el IMIDRA también tuve la suerte de compartir esos años con un grupo de gente entusiasta y luchadora: becari@s-precari@s de aquella época, con quienes compartí horas de despacho y *tuppers* en mesas de cartón. No olvido los viernes naranjas ni las luchas encineras, ¡conseguimos mucho aunque a veces nos tomaran el pelo! Gracias por estar siempre dispuestas a escuchar y a echar una mano. Especialmente gracias a Laura Gaforio por aportar ese punto de sosiego tan necesario, a Lara Anoia que nos embarcó a todas en Precarios Madrid, siempre con una sonrisa, a Yolanda Díaz compañera de fatiguitas y risas en las tardes de pasillos solitarios del IMIDRA. Carol Remacha, gracias por todo. Por ser una gran científica, por compartir conmigo cada nuevo descubrimiento, cada sueño y por tu amistad. Gracias por subirme cafés y dulces mientras trasteaba en el laboratorio de suelos.

Mi paso por el IMIDRA y mi posterior continuación en la investigación se deben a becas y contratos financiados con fondos públicos (Beca predoctoral IMIDRA. Orden 2851/2002 Consejería de Economía e Investigación Tecnológica de Madrid y Proyecto FP05-DR3-ECO). Gracias a todas las personas que hacéis esto posible y pensáis que la ciencia debe financiarse públicamente. Me habéis permitido seguir en esto y ser feliz.

Una estancia durante mi beca predoctoral me permitió conocer a Jacob Weiner. Sus escritos han inspirado algunas partes de esta tesis y otros tantos proyectos en mente. Durante el año en el que la tesis estuvo aparcada, una beca en UC Irvine me permitió conocer a Katie Suding y su equipo. Admiré su buen hacer para mantener al grupo unido y entusiasmado. Aprendí otras técnicas de muestreo en campo y a ser más cuidadosa en mi lectura de artículos.

En Madrid, gracias a toda la biopandilla, núcleo de biolog@s al que se fueron sumando otras personitas. Ya venáis incorporadas, y habéis continuado en este viaje dándome vuestro apoyo y haciendo que esto mereciera la pena. Me doy cuenta de lo afortunada que soy por poder compartir esto con vosotr@s ¿quién va a entender si no las bio-frikadas? A Yaiza, gracias siempre por ser mi amiga, por tu apoyo, tus consejos y, sobre todo, por estar igual de loca que yo y dejar que vayamos juntas en viajes caóticos que siempre acaban saliendo bien. Lisi, ¡cuántas aventuras! ¡y las que nos quedan amiga! compañera de alegrías y apoyo también en momentos duros. Gracias por creer en mí. Yaiza y Lisi, gracias también por dejaros secuestrar algunas horas para cortar plantitas. Goenaga, futura doctora, que suerte haberte encontrado en Cádiz, gracias por estar siempre pendiente de esta tesis. Alex, ¡papa! gracias por tu amistad y por no cesar en la lucha. Aguanta un poco que ya voy a verte. Ana I, viajera y entusiasta incansable, gracias por compartir conmigo tus logros ¡vete preparándome la ruta ecuatoriana!, María ¡no me olvido de nuestras andaduras montañosas!, Víctor ¡inigualable!, Nora ¡añoro tu risa!, Aniuska G ¡gracias por tu cariño!, Cris, Yolanda, Silvia,...

También, claro, a Sergio Turel, que compartió conmigo algunos años. Gracias por creer en mí, por dejarte arrastrar a los muestreos a pesar del frío y por atreverte a vivir un año californiano.

Durante la redacción y análisis de los datos he tenido la suerte de vivir en Córdoba. Aquí, de nuevo, el viaje ha hecho una parada larga y fructífera.

Gracias a José Luis Andújar por permitirme seguir en la investigación, dentro del mundo de las *buenas hierbas*, en el Instituto de Agricultura Sostenible (IAS), y por conversaciones fructíferas para desarrollar nuevas ideas paralelamente a la redacción de esta tesis. En el IAS tengo mucho que agradecer a mis compañeras y compañeros de laboratorio. Hicieron fácil y atrayente mi trabajo lo que me permitió concentrarme por las tardes en esta tesis. Lucía y Claudia me abrieron las puertas a Córdoba. Lucía, gracias por tu apoyo y por tus consejos siempre sensatos. Claudia, ¡ay de esos vinos arreglando el mundo! Yesi ¡tú estás ya aquí también! gracias por ayudarme en el campo y por compartir buenos momentos. Elena, sigue adelante, ¡eres de lo mejorcito! Castor ¡gracias por cuidarnos con esas arepas de reina pepiada!, David ¡tienes que volver a escribirme otro repertorio de tus bromas! Gracias también a Estela, tengo suerte de haberte reencontrado. En el IAS el grupo de discusión en estadística: Helena, María José, Fernando, Yesica y David, me permitieron seguir aprendiendo en el diseño de experimentos y en el manejo de R.

Fuera del IAS mucha buena gente me ha acogido en Córdoba haciéndome sentir dentro de una gran familia.

Silvia y Florent, me abrieron las puertas de su casa y su amistad en mis primeros momentos cordobeses. Biólogos de serie, me han enseñado la importancia de la ciencia ciudadana a partir del rigor, la dedicación y la profesionalidad que muestran en todo lo que hacen. Silvix, gracias por las comidas en la azotea, por los shiatsus, por todos los pequeños detalles tan tuyos, por los bailes. Flo entomólogo, herpetólogo, botánico, ornitólogo y ahora maestro de tai-chi... lo que te

faltaba. Gracias a los dos por permitirme conocer la geografía andaluza en las salidas naturalistas. Vico... ¡los viajes que nos quedan de campamentos *krastys*!

Raquel Moreno, Raki. Señora doctora ¡ambientóloga de profesión y convicción! Tú sí que eres una *crack*. Gracias por ser mi amiga, por estar siempre dispuesta a proponerme planes, a relativizar dolores y, como no podía ser menos, a darme buenos consejos incluso en estos últimos momentos de tesis.

Berenjenas atómicas ¡gracias! por ser el grupo más cálido de toda la Acequia. Ya no voy a tener excusas para ir a los apoyos al reparto.

A Córdoba le faltaría un gran pedazo de sueños, de utopía, de agroecología, de feminismo, de colectivización de saberes, de cuidados y de alegrías si no existiese [La Casa Azul](#). Gracias a las personas que habéis hecho posible esta realidad. Gracias a Villaarriba y a Villaabajo por construir un mundo en el que quiero vivir. Sois parte de esa estrella que llevo muy dentro de mi pecho (¡te lo copio Morente!).

Los proyectos de Villaabajo con toda su gente vibrante y aledaña me han permitido aguantar el tirón de mañanas de trabajo y tardes de tesis. Es difícil expresar los momentos tan mágicos que he vivido, y que sin duda me han hecho seguir adelante con convicción. Me habéis enseñado a relativizar, contextualizar, “absolutizar” si es necesario, a ver más allá de mi micro-mundo inicial, a seguir explorando..., y lo habéis hecho desde una generosidad completa. Habéis contribuido a hacerme feliz y sin duda a mi formación como investigadora. Os deseo lo mejor para esta nueva etapa. Esta tesis no habría salido adelante si no hubiese existido este espacio. Gracias Afri, Ali, Oski, Elena, Luna, Javi, Juana, Amparo, Jethro, Cristina, Juanon, Julio, Sol, Irene, Diana, Cristina... productoras y productores.

En Villaarriba ¡madre mía! sois familia, amigas, compañeras y maestras ¿qué haría yo sin vuestras risas y vuestros cuidados? La familia de seis ha continuado creciendo y me ha ayudado a seguir adelante bienviviendo.

Juana, Clemen y Jethro. Menudo trío de ases, gracias por compartir conmigo vuestros planes y alegrías, por esas ensaladas de naranja picá, por las aventuras gaditanas, por “molestarme” todas las tardes, por los abrazos y las “charlas de sentimientos”, por aguantar mis malos rollos y cubrirme las espaldas ¡que ganas de pasar más tiempo con vosotr@s! Juana, pedazo de doctora en puertas ¡ya lo tienes! Sivan y Johanna ¡bellas! conoceros ha sido algo mágico, mis jipis preferidas... hacedme un hueco en Berlín y Jerusalén que allá voy. Carlos, gracias por aguantar algunos de mis cansancios tesineros y por acercarme el flamenco. Anita, bella artesana nos vemos en Graná, Sol, lo eres, Teresa, mi neoyorkina favorita, Oski, activista en cuidados, Laura, gracias por tu sentido del humor ¡el alcazaba!, Jezirah ¡cuánta sierra por descubrir amiga! y... More ¡guau! Diana, super Diana ¡I miss you madrileñatailandesacordobesabarcelonesa! ¡Familia Cordobesa! que habéis ido llegando de a poquito que alegría teneros cerca. Gracias por cuidarme siempre y en estos últimos meses de tesis.

Y a ti casita bella, espacio de luces sureñas, venías alicatada de paz y alegría, con una fuente de mujeres de la que han brotado alegrías... suerte haber podido vivir en ti.

Más gente en Córdoba me ha dado saberes y buen vivires para encarar esta nueva etapa: MeriLight, eres única, no te me pierdas de vista mucho tiempo. Isa, agroecóloga perspicaz, Andrea ¡munch, munch, munch! Id preparando vuestros sofás, porque allá voy dispuesta a

pedalear a vuestro lado, pasear calles, subir volcanes y montañas... Amanecer, tenemos pendiente una ruta. Judit, Horacio, Khalid, gracias siempre por vuestra hospitalidad, el próximo asado no me lo pierdo. Mamen, Adri ¡gracias!

Desde el otro lado del atlántico: Ale Droznes, pibe, esta vez sí voy.

A mi familia que ha estado siempre apoyándome. Gracias. A mis tías y tíos, en especial a mi tía M^a José que siempre ha creído en mí, y a Paco ¡finalmente he acabado! A mis primas, de quien tanto he aprendido y admiro, y con quienes tengo tantas ganas de seguir en el camino, ¡gracias por estar ahí! Lydia, Helen (compañera de aventuras), Cris, Sofía. A Alex y Alba recién llegados.

Mi hermana Sara es mi faro en la costa que evita naufragios y me permite admirar el horizonte desde su altura. ¡Sigo adelante hermana!

Lo mejor para el final. Gracias a mis padres, Carmen y Jesús, por todo. Por vuestro amor incondicional y generoso. Por haberme hecho sentir que puedo lograr cualquier cosa y haberme procurado la tranquilidad para conseguirlo. Gracias por vuestros ejemplos que me guían en este viaje. Gracias por haberme mostrado la belleza de la naturaleza y de los libros. ¡Os quiero!

En fin ¡Viva la vida!

¡Hay que vivir Grusha! ¡Hay que vivir!

Vivir y trabajar,

Vivir y combatir,

Vivir y amar la vida,

¡Como las abejas entre las lilas!

¡Cómo los pájaros en la espesura!

¡Como los saltamontes entre la hierba!

Vasilisa Malyguina

Aleksandra Kollontái

There are laws in the village against weeds.

The law says a weed is wrong and shall be killed.

The weeds say life is a white and lovely thing

And the weeds come on and on in irrepressible regiments.

Weeds

Carl Sandburg

... porque queremos el pan nuestro de cada día,

flor de aliso y perenne ternura desgranada,

porque queremos que se cumpla la voluntad de la Tierra

que da sus frutos para todos.

Oda a Roma

Federico García Lorca

ÍNDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	5
1. La ecología en el marco del estudio de los agrosistemas y la agricultura ecológica	5
2. Las especies arvenses en los agrosistemas	9
3. El patrón de siembra como herramienta en el manejo de las comunidades arvenses	14
4. Objetivos y estructura de la memoria	18
CAPÍTULO 2. MÉTODOS GENERALES.....	23
1. Localización del experimento.....	23
2. Diseño experimental.....	24
3. Número y distribución de las unidades muestrales	28
CAPÍTULO 3. RESPUESTA DE PARÁMETROS PRODUCTIVOS DEL CULTIVO Y DE LAS ARVENSES A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO	33
1. Introducción	33
2. Métodos	38
3. Resultados.....	43
4. Discusión	55
5. Conclusiones	62
CAPÍTULO 4. RESPUESTA DE ATRIBUTOS MORFOFUNCIONALES DEL CULTIVO Y LA VEGETACIÓN ARVENSE A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO Y A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ	65
1. Introducción	65
2. Material y métodos.....	68
3. Resultados.....	75
4. Discusión	81
5. Conclusiones	87
6. Anexo	89
CAPÍTULO 5. RESPUESTA DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DE LA DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES ARVENSES A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO	95
1. Introducción	95
2. Métodos	99
3. Resultados.....	106
4. Discusión	127
5. Conclusiones	134

CAPÍTULO 6. EFECTO DE LA DISTANCIA DE SIEMBRA Y DE LA DIVERSIDAD FLORÍSTICA SOBRE LA BIOMASA RADICAL DE UN TRIGO DE INVIERNO Y DE LA VEGETACIÓN ARVENSE ASOCIADA	135
1. Introducción	135
2. Métodos	137
3. Resultados.....	142
4. Discusión	152
5. Conclusiones	156
CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN GENERAL	159
1. Condicionantes al uso del patrón de siembra como técnica de manejo de la vegetación arvense.....	159
2. El papel de la biodiversidad arvense para entender la relación entre el manejo agrícola, la producción del cultivo y la abundancia de la vegetación arvense	163
3. La distribución de las plantas arvenses en la parcela y el efecto de las condiciones locales sobre su crecimiento.....	164
CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES	167
BIBLIOGRAFÍA.....	171
ABSTRACT	203
RESUMEN	209

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

1. La ecología en el marco del estudio de los agrosistemas y la agricultura ecológica

Los agrosistemas son sistemas manejados por las sociedades humanas con el propósito de obtener alimentos para las personas y el ganado, así como un conjunto variado de materias primas. Recientemente se ha reconocido el valor de los agrosistemas como suministradores de otros servicios ecosistémicos de importancia socioeconómica, como la polinización, el control de plagas o el mantenimiento de la biodiversidad (Hassan *et al.* 2005, World Resources Institute 2005, Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España 2011).

A lo largo de nuestra historia los seres humanos hemos transformado sabanas, bosques y praderas naturales en agrosistemas (Ramankutty y Foley 1999, McKey *et al.* 2010, Ellis 2011). Esta tendencia continúa (Gibbs *et al.* 2010) y en la actualidad ocupan unos 5000 millones de hectáreas, lo que constituye el 38 % de la superficie terrestre sin hielo. Excluyendo los pastizales, los cultivos ocupan 1553 millones de hectáreas, lo que supone aproximadamente un tercio de la superficie total ocupada por los sistemas agrarios (FAO 2011). Gran parte de otros sistemas, poco o nada manejados, se encuentran dentro de una matriz de usos agrícolas.

La agricultura ha sido durante siglos una de las actividades a las que las sociedades han dedicado más tiempo y esfuerzo humano. En la actualidad, aunque el porcentaje de población dedicada a la agricultura se ha reducido considerablemente en muchos países, su objetivo, la producción de alimentos y de multitud de servicios ecosistémicos, sigue siendo fundamental para la supervivencia y el bienestar humano.

La historia de la agricultura está jalonada de revoluciones y mejoras técnicas. Sin embargo, hasta principios del siglo veinte no se produjo un cambio verdaderamente relevante en el modelo agrícola. Hasta ese momento, la producción recaía mayoritariamente en pequeñas granjas atendidas por familias. Los recursos necesarios para la producción procedían de la propia parcela familiar e incluían forzosamente el reciclaje interno de la materia orgánica (Altieri y Nicholls 2005). La vegetación arvense y las enfermedades de los cultivos se manejaban mediante rotaciones y métodos culturales. El resultado era una producción escasa pero estable, mantenida a través de una alta diversidad temporal y espacial de los

cultivos. Los grandes cambios vinieron asociados a la disponibilidad de energías fósiles relativamente baratas, que permitieron la mecanización de un gran número de tareas agrícolas y la producción de fertilizantes inorgánicos y otros insumos a gran escala, así como al desarrollo de variedades de cultivos más productivas y adaptadas a estos insumos, y al desarrollo e inversión en sistemas de irrigación (Hassan *et al.* 2005, Foley *et al.* 2011).

Parte de estas novedades pueden encuadrarse dentro de la llamada “Revolución Verde”¹, un plan a escala mundial financiado mayoritariamente por la fundación Rockefeller, la fundación Ford y diversos gobiernos (Cleaver 1972, Pingali y Raney 2005). Pero también se beneficiaron del impulso a la investigación científica y técnica y a la creación de diversos organismos e instituciones como el grupo consultivo sobre investigación internacional en agricultura (CGIAR) financiado y apoyado por el banco mundial, la FAO, y la organización de las naciones unidas para el desarrollo (UNDP).

Estos cambios han tenido profundas consecuencias sociales, económicas y ambientales, dando lugar al modelo agrícola actual. La proporción de tierra cultivada se ha incrementado, al igual que las cosechas de los principales cultivos, y el número de personas malnutridas se ha reducido (Pingali y Raney 2005). Sin embargo, la expansión de la tierra cultivada y la intensificación agrícola se han relacionado con importantes impactos en los ecosistemas naturales: la degradación de la calidad de las aguas y de los sistemas acuáticos (Relyea 2005, Blann *et al.* 2009, Foley *et al.* 2011), la alteración de los ciclos globales de nitrógeno y fósforo debido a la aplicación de fertilizantes inorgánicos y abonos orgánicos (Canfield *et al.* 2010), la emisión de gases de efecto invernadero como consecuencia de la deforestación asociada a la expansión agrícola (Smith *et al.* 2008) y la pérdida de la biodiversidad, tanto silvestre como doméstica (Foley *et al.* 2005, Firbank *et al.* 2008, Geiger *et al.* 2010a). Además, el modelo agrícola actual dentro de la economía de mercado no ha reforzado aspectos básicos como la seguridad alimentaria mundial y en algunos casos ha resultado nefasto para la economía de los países (Hammond y Dubé 2012, Kerr 2012).

En este contexto de compleja evaluación, se han integrado diversas disciplinas para el análisis de alternativas. Entre ellas, la ecología asume un papel notable, tanto en la búsqueda de alternativas al modelo agrícola actual y a sus concepciones como en la mejora de algunos de los procesos biológicos y culturales que en este suceden.

¹ Término acuñado en 1968 por William Gaud presidente de la agencia estatal estadounidense para el desarrollo internacional (USAID).

En un principio la ecología abordó fundamentalmente el análisis de los impactos de la agricultura sobre sistemas adyacentes, o la importancia de los agrosistemas para sustentar a diversos taxones (Lagerlöf *et al.* 1992, Wickramasinghe *et al.* 2004, Butler *et al.* 2007, Geiger *et al.* 2010a, Guerrero *et al.* 2010, Hernandez *et al.* 2013). Posteriormente, han sido varios los trabajos que analizan el efecto de diferentes manejos, especialmente la comparación genérica entre un manejo ecológico frente a uno convencional, sobre la diversidad de taxones asociados a los agrosistemas (Bengtsson *et al.* 2005, Crowder *et al.* 2010, Batáry *et al.* 2013, Birkhofer *et al.* 2014). Han destacado también los trabajos que comparan los efectos de distintas configuraciones de paisaje agrícola sobre la diversidad de aves, polinizadores o plantas, encontrada tanto a escala de parcela como a escala regional, y sobre la necesidad de mantener la heterogeneidad del paisaje a fin de preservar esta biodiversidad (Benton *et al.* 2003, Gabriel *et al.* 2006, Rundlof *et al.* 2008, Armengot *et al.* 2011, Armengot *et al.* 2012). La relación intrínseca entre la historia cultural y socio-económica de una región, su paisaje y las formas de manejo de las parcelas agrícolas, también ha sido objeto de reciente atención (van Apeldoorn *et al.* 2013). Otra línea de investigación ha abordado el análisis sobre si la superficie destinada a la conservación de la biodiversidad y aquella destinada a la producción agrícola deben separarse ("land sparing"; Green *et al.* 2005, Phalan *et al.* 2011) o si la conservación de la biodiversidad debe ser integrada en el manejo de los agrosistemas ("land sharing"; Vandermeer y Perfecto 2005). En este contexto han surgido conceptos, como el de intensificación ecológica, donde el objetivo es integrar el manejo de los servicios ecosistémicos en los sistemas de producción (Bommarco *et al.* 2013), nociones como la necesidad de posicionar las estrategias destinadas al incremento de las cosechas en un contexto local, teniendo en cuenta la configuración de los distintos paisajes agrícolas (Cunningham *et al.* 2013), y otras visiones fuera del debate entre "separación" e "integración" (Tschamtkke *et al.* 2012). Desde la ecología también se ha trabajado en el análisis de las políticas agrarias. Por ejemplo, en Europa, el éxito de las medidas agro-ambientales propuestas por la política agraria comunitaria ha sido objeto de cuestionamiento por numerosos trabajos (Kleijn y Sutherland 2003, Batáry *et al.* 2011, Concepción y Díaz 2013, Broughton *et al.* 2014).

El papel de la ecología aplicada a objetivos agronómicos ha sido importante para el análisis de las relaciones entre diversos factores abióticos, como los climáticos y de manejo, los distintos componentes bióticos de los agrosistemas y la producción del cultivo (Barberi *et al.* 2010, De La Fuente *et al.* 2010, Bohan *et al.* 2013, Duru *et al.* 2015). Esto ha llevado a reconocer la complejidad de las interacciones que suceden en los agrosistemas, la

diversidad existente en los mismos, y a integrar estas consideraciones en aspectos de la producción agrícola (Chateil *et al.* 2013, Brooker *et al.* 2015).

En particular, la ecología constituye una disciplina relevante para aquellas agriculturas denominadas “ecológicas”, ya que en su concepción resulta claramente explícito que la producción debe fundamentarse en las conexiones entre sus diferentes componentes. En el caso específico de aquellos componentes que interaccionan directamente con la producción de los cultivos, como es el caso de la vegetación arvense, el objetivo suele ser un manejo sensato y científico basado en el conocimiento de la biología de estas especies y de sus relaciones con el resto del sistema del que forman parte, destacando en este sentido la importancia de los procesos funcionales más relevantes.

Cuando nos referimos a las denominadas “agriculturas ecológicas”, empleamos el término en plural asumiendo que es heterogéneo e incluye a un conjunto amplio de prácticas agrícolas y ganaderas, con implicación de personas agricultoras, científicos y técnicos, así como distintas corrientes de pensamiento.

La federación internacional de movimientos de agricultura ecológica (IFOAM) no consensuó una definición hasta marzo de 2008, después de 35 años de existencia. IFOAM define la agricultura ecológica como “un sistema de producción que mantiene y mejora la salud de los suelos, los ecosistemas y las personas. Se basa fundamentalmente en los procesos ecológicos, la biodiversidad y los ciclos adaptados a las condiciones locales, sin usar insumos que tengan efectos adversos. La agricultura orgánica combina tradición, innovación y ciencia para favorecer el medio ambiente que compartimos y promover relaciones justas y una buena calidad de vida para todos los que participan en ella” (IFOAM 2008). Otras definiciones de agricultura ecológica como la del Codex Alimentarius de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO 2000) o la del actual reglamento de agricultura ecológica de la Unión Europea (Unión Europea 2007) enfatizan también que se trata de una práctica agrícola basada en el respeto al entorno, en la búsqueda de soluciones basadas en el conocimiento del sistema agrícola, en la reducción del uso de insumos externos al sistema y en la valorización de la figura de la persona agricultora².

² El Codex Alimentarius de la FAO define la agricultura ecológica (AE) como “un sistema holístico de gestión de la producción que fomenta y mejora la salud del agroecosistema, y en particular la biodiversidad, los ciclos biológicos y la actividad biológica del suelo. Hace hincapié en el empleo de prácticas de gestión prefiriéndolas respecto al empleo de insumos externos a la finca, teniendo en cuenta que las condiciones regionales requerirán sistemas adaptados localmente. Esto se consigue empleando, siempre que sea posible, métodos culturales, biológicos y mecánicos, en contraposición al uso de productos sintéticos, para cumplir cada función específica dentro del sistema” (FAO, 2000). La Unión Europea define la AE como “un

Los informes de IFOAM destacan que en 2013 había en el mundo 37 millones de hectáreas dedicadas a la producción ecológica (algo menos del 1% del total de todas las tierras agrícolas) y 1,8 millones de personas dedicadas a este tipo de agricultura (Willer *et al.* 2013). Sin embargo, las estadísticas actuales recogen sólo aquellas prácticas de agricultura ecológica que se realizan de manera “reglada”, es decir de acuerdo a los estándares impuestos por las regulaciones de distintos países (por ejemplo el actual reglamento de la Unión Europea 834/2007 (Unión Europea 2007)). Sin embargo, el número de personas que llevan a cabo una agricultura que podría denominarse ecológica podría ser mucho más elevado en algunas regiones (Altieri 2002, Caceres 2005).

2. Las especies arvenses en los agrosistemas

2.1. Dificultades y oportunidades en la definición de especie arvense

Varios autores han tratado de definir el concepto de plantas arvenses, habitualmente denominadas malas hierbas. Pujadas y Hernández (1988) definen a esta vegetación como: “Plantas que crecen siempre o de forma predominante en situaciones marcadamente alteradas por el hombre y que resultan no deseables por él en un lugar y momento determinado”. Esta definición trata de consensuar conceptos de la malherbología clásica con otros criterios ecológicos al tiempo que incorpora la subjetividad inherente en la clasificación de estas especies. A este respecto pensamos que es interesante una reflexión en torno a las diferentes definiciones de mala hierba, al posible origen de estas especies y a otras visiones actuales que también incorporan los servicios que esta vegetación presta a los agrosistemas. A continuación se presenta una breve discusión de estos aspectos.

En el amplio conjunto de definiciones recogidas por Pujadas y Hernández (1988) y antes por Harlan y de Wet (1965) resulta aparente que la descripción de estas especies reside en las diversas maneras en las que los seres humanos percibimos la naturaleza en función de nuestros deseos, valores y necesidades económicas. Algunas definiciones destacan la ausencia de valor económico o alimenticio, o de cualidades estéticas de estas especies. Sin embargo, varias especies consideradas como malas hierbas han sido y siguen siendo

sistema general de gestión agrícola y producción de alimentos que combina las mejores prácticas ambientales, un elevado nivel de biodiversidad, la preservación de recursos naturales, la aplicación de normas exigentes sobre bienestar animal y una producción conforme a las preferencias de determinados consumidores por productos obtenidos a partir de sustancias y procesos naturales” (CE 834/2007).

valoradas como alimento (Tardío et al. 2002), y para muchas personas su belleza es indudable. Varias de las definiciones resultan ineficaces para definir qué es una arvense cuando se observan desde otra perspectiva. Si consideramos mala hierba a una especie que aparece espontáneamente, sin haber sido sembrada ni cultivada (Brenchley 1920), esto implicaría que un cultivo que emerge dentro de otro pueda considerarse también como arvense. Si las malas hierbas son especies que interfieren con los objetivos de los seres humanos (Radosevich et al. 1997), podría argumentarse que estas especies prestan también varios servicios a los agrosistemas (Moonen y Bàrberi 2008, Storkey et al. 2013, Requier et al. 2014). Aún más, la consideración de mala hierba parece ser un atributo que no es inamovible espacial ni temporalmente. Por ejemplo, el cultivo de *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. como cereal en China se remonta a hace casi 5000 años y posteriormente (siglo XIX) fue sembrada en Europa central antes de ser abandonada como cultivo. Ahora es considerada como una mala hierba en varias regiones del mundo (Mitich 1988). Igualmente, varias especies del género *Setaria*, entre ellas *S. verticillata* (L.) P. Beauv. y *S. viridis* (L.) P. Beauv. han sido aprovechadas durante siglos como cereales en distintas partes del mundo (Austin 2006). La relación de las arvenses con sistemas perturbados ha sido señalada por algunos autores (Huget Del Villar 1929, Bunting 1960, Pritchard 1960). Para otros, la descripción de estas especies debe hacerse a partir de las características biológicas que comparten (Radosevich et al. 2007). Entre estas destacan atributos como la auto-compatibilidad, la posibilidad de polinización cruzada mediada por el viento (anemofilia) o por un número elevado de insectos, la dormición de las semillas, la longevidad del banco de semillas, un periodo de germinación dilatado en el tiempo o una alta tasa de crecimiento relativo en el estado de plántula. Sin embargo varios de estos caracteres pueden ser observados también en otras especies que no son pensadas como malas hierbas.

A pesar de estas consideraciones es posible reconocer un grupo de plantas que habitualmente acompañan a los cultivos, algunas de las cuales también pueden encontrarse en otros tipos de hábitats. La concepción de mala hierba es por tanto inherentemente humana en dos sentidos (Harlan 1992). Porque los seres humanos determinamos qué especies son malas hierbas y cuáles no, y porque su origen, y la distribución actual y/o la evolución de estas especies está fuertemente ligada al desarrollo de la agricultura. En este sentido es interesante contemplar a estas especies en referencia a la domesticación de los cultivos.

Se han propuesto tres modelos principales para explicar el origen de las arvenses: (1) La co-evolución entre malas hierbas y cultivos. Durante el proceso de domesticación, las plantas

cultivadas estuvieron sujetas a procesos de selección a favor de algunos atributos que contribuían a mayores cosechas o permitían la adaptación de estas especies a un mayor rango de condiciones ambientales. Igualmente los ecosistemas donde estas especies iban a asentarse también fueron perturbados para facilitar la producción de los cultivos. Las especies de la flora espontánea que acompañaban a los cultivos respondieron a estas condiciones ambientales y los cambios a largo plazo resultaron adaptativos. (2) El origen de las arvenses a partir de especies cultivadas que fueron abandonadas durante el proceso de domesticación y permanecieron en los agrosistemas como malas hierbas y (3) el origen de las malas hierbas derivado de la hibridación e introgresión genética entre especies cultivadas (domesticadas) y otras especies de plantas (ver revisión en Guglielmini *et al.* 2007). Según estos autores la co-evolución entre las especies domesticadas y aquellas acompañantes explicaría mayormente la composición de las actuales comunidades arvenses.

2.2. El discutido papel de la vegetación arvense en los agrosistemas

La vegetación arvense debe reconocerse como un componente inherente a la propia agricultura y a los agrosistemas implicados en ella. Tradicionalmente el estudio de estas especies se ha centrado en el efecto negativo que su abundancia puede suponer para la producción del cultivo. Sin embargo, la relación entre la abundancia y la diversidad de estas especies con parámetros funcionales debe considerarse en un contexto amplio (Marshall *et al.* 2003, Petit *et al.* 2011).

La vegetación arvense representa la mayor parte de la biodiversidad vegetal en los sistemas agrarios, incluso dentro de la agricultura industrial, donde las parcelas se siembran generalmente con una única variedad de cultivo y donde una región alberga una reducida diversidad de cultivos (Dornelas *et al.* 2009, Médiène *et al.* 2011). Gran número de las especies arvenses sirven como recurso (refugio, alimento, sitio de cría) para otros organismos, como aves (Gibbons *et al.* 2006, Holland *et al.* 2008, Kragten *et al.* 2008, Geiger *et al.* 2010b), pequeños mamíferos (Bilenca *et al.* 2007, White *et al.* 2007, Booman *et al.* 2009) y un gran número de invertebrados (Baraibar 2013, Requier *et al.* 2014, Scheper *et al.* 2014). Por otra parte, cuando se encuentran presentes en gran abundancia pueden causar pérdidas de rendimientos en los cultivos al competir con estos por los recursos básicos (agua, luz y nutrientes) (Oerke 2006). A este respecto se ha establecido la relación entre la abundancia de ciertas especies arvenses y el rendimiento de algunos cultivos. Se han definido también conceptos como los periodos críticos de competencia (aquellos durante

los cuales el control de la vegetación arvense es necesario para evitar pérdidas en el rendimiento de los cultivos), y en contraposición aquellos periodos libres de daños (durante los cuales el control de las arvenses puede no ser necesario) (Radosevich et al. 2007). Asimismo aparecen otros conceptos como el umbral económico de daño (la densidad de plantas arvenses a partir de la cual es rentable económicamente realizar algún tipo de control sobre esta vegetación; Fernández-Quintanilla y García-Torres 1991). Estos conceptos han profundizado en la comprensión de las relaciones de competencia entre el cultivo y las malas hierbas. Sin embargo, su aplicación en la agricultura ecológica es menos importante que en otros tipos de agriculturas, ya que en esta, la aproximación al manejo de las plantas arvenses no tiene como único objetivo maximizar la rentabilidad económica sino que son varios los criterios a tener en cuenta a la hora de manejar esta vegetación. Por otra parte, la producción del cultivo depende de diversos factores más allá de la relación directa de competencia con las especies arvenses, y a menudo, las relaciones entre la vegetación arvense y otros componentes bióticos de los agrosistemas son complejas. Por ejemplo, por una parte, las arvenses son fuente de alimento para invertebrados herbívoros que afectan negativamente a los cultivos, pero por otra pueden proveer servicios de regulación a estas poblaciones al actuar como fuentes de alimento alternativas o servir de refugio a depredadores. Asimismo, pueden favorecer indirectamente la calidad del suelo al beneficiar a ciertos microorganismos (Franke et al. 2009), pero también pueden actuar como vectores o reservorio de patógenos (Postic et al. 2012).

La especie cultivada y los manejos específicos son algunos de los condicionantes de las funciones de este tipo de vegetación. La abundancia, composición y diversidad de las comunidades arvenses depende en gran medida de los métodos de manejo (Butler et al. 2009, Bruggisser et al. 2010, Gunton et al. 2011, Armengot et al. 2012, Colbach et al. 2014). Estos difieren en la intensidad y especificidad con la que actúan, dando lugar a cambios característicos en la abundancia, composición y diversidad de esas comunidades. Algunos tipos de manejo pueden reducir drásticamente la abundancia de las poblaciones arvenses en las campañas agrícolas, mientras que otros tipos logran reducciones modestas. Mientras que algunos manejos son generalistas, otros actúan específicamente sobre ciertos caracteres biológicos de las especies, promoviendo o reduciendo la abundancia de algunas especies.

En el marco de la agricultura ecológica, un reto principal en el manejo de estas especies es lograr un “equilibrio” entre una abundancia suficientemente rentable (ecológica y económicamente) y conservar la biodiversidad de sus comunidades para preservar ciertos

servicios ecosistémicos. Por tanto, los manejos apropiados en el caso de la agricultura ecológica incluyen aspectos a menudo no contemplados en otros modelos agrícolas, y deben ser forzosamente más diversificados que en estos. El objetivo planteado dentro de un manejo “equilibrado” de las especies arvenses requiere, por tanto, de conocimientos propios de la ciencia ecológica.

En la agricultura convencional los métodos químicos de manejo son los más extendidos. Los herbicidas de síntesis no están autorizados en la agricultura ecológica aunque algunos compuestos naturales se utilizan en este tipo de agricultura. Tanto en la agricultura ecológica como en la convencional se usan también otros métodos de control no químicos. Estos métodos podrían agruparse en:

(1) Métodos culturales realizados antes del establecimiento del cultivo. Estos se podrían considerar métodos preventivos y, entre ellos, podemos citar el laboreo antes de la siembra, la elección de la fecha de siembra o el uso de rotaciones (González-Díaz et al. 2012). Junto a estos cabe destacar el uso de otros métodos orientados a incrementar la competencia del cultivo. Dentro de estos se encuentra el uso de variedades adaptadas y competidoras de las arvenses (Lammerts van Bueren 2006, Lammerts van Bueren et al. 2011), el incremento en las dosis de siembra y la implementación de patrones espaciales del cultivo que favorezcan un mayor aprovechamiento de los recursos y una mayor competencia con las arvenses.

(2) Métodos físicos de control llevados a cabo una vez establecido el cultivo. En estos se utilizan diferentes aperos para eliminar las plantas arvenses. En agricultura ecológica pueden emplearse diversos aperos como la rastra de púas flexibles, quemadores, rayos infrarrojos, etc. (Rasmussen 2003, Peruzzi et al. 2007, van der Weide et al. 2008).

En este trabajo se pretende analizar el efecto de una técnica de manejo propia de la agricultura ecológica, como es la variación en el patrón de siembra, sobre la abundancia y diversidad de las comunidades arvenses, así como sobre el tamaño y rendimiento del cultivo. Se utiliza un cultivo extensivo como modelo de estudio. En concreto un trigo blando (*Triticum aestivum* L.) de ciclo largo. El uso de este cultivo está justificado ya que los cereales son, después de los pastos para forraje, los cultivos que ocupan una mayor extensión de las tierras dedicadas a la agricultura ecológica en la unión europea (European Commission 2013).

3. El patrón de siembra como herramienta en el manejo de las comunidades arvenses

En las comunidades vegetales, la distribución espacial de las especies condiciona las interacciones entre los individuos, su crecimiento y el aprovechamiento de los recursos. A menudo se reconocen tres tipos de patrones espaciales:

- Patrón aleatorio: en el que la probabilidad de que un organismo ocupe un lugar determinado en el espacio es independiente de la posición de los otros organismos. Cualquier punto del espacio tiene la misma probabilidad de ser ocupado.

- Patrones uniformes y patrones agregados donde la distribución de los organismos se aleja del azar. La posición de un organismo en el espacio es función de la posición de sus vecinos. En un patrón uniforme cada individuo guarda la misma (o muy parecida) distancia con el resto de individuos vecinos.

En un patrón agregado los individuos tienden a concentrarse en un espacio concreto y cercano formando grupos. Estos grupos pueden distribuirse de diferentes maneras.

Estos tres tipos de patrones no pueden entenderse como unidades discretas, sino como un gradiente de posibilidades intermedias (Begon *et al.* 2005). Conviene destacar, que la escala de detalle espacial condiciona el tipo de patrón observado.

3.1. El patrón de siembra y procesos ecológicos subyacentes

En los sistemas agrarios, la distribución del cultivo en la parcela viene determinada principalmente por la manera en que se realiza la siembra. En el caso de los cereales, y en aquellos lugares donde la agricultura está mecanizada, la siembra se realiza mediante sembradoras de chorrillo, que disponen las semillas en hileras separadas entre sí una distancia que está condicionada por la distancia de las botas de siembra en el bastidor. Este tipo de siembra daría lugar a una distribución agregada de los individuos del cultivo (Weiner *et al.* 2001). Las sembradoras varían en la posibilidad de mover los elementos de siembra a lo largo de este bastidor, y por tanto, en la capacidad de siembra a diferentes distancias entre líneas. Las distancias entre líneas de siembra usadas comúnmente varían entre los 9 y los 36 cm (Borger *et al.* 2010, Kolb *et al.* 2012). En la agricultura convencional suelen utilizarse distancias más cortas, mientras que en la ecológica se pueden utilizar distancias más amplias cuando se pretende realizar alguna operación de desherbado mecánico posterior a la siembra (Mertens 2002). Esto es así ya que las distancias amplias entre líneas de siembra permiten utilizar una mayor diversidad de aperos que aquellas más reducidas.

En ocasiones, la siembra de los cereales se lleva a cabo con aperos distintos a las sembradoras, como abonadoras, que dan lugar a una distribución de las semillas que podría considerarse cercana al azar, con zonas de alta densidad de individuos del cultivo junto con otras zonas donde la densidad es más reducida.

El patrón de siembra condiciona la distancia entre los individuos del cultivo y entre estos y las plantas arvenses. Esto a su vez podría determinar el crecimiento y las interacciones entre el cultivo y las arvenses, el tamaño relativo de uno frente a otras y el momento en el que se produce la interacción. Los resultados de los estudios realizados para analizar el efecto del patrón de siembra sobre la abundancia de las arvenses han sido muy diversos y no siempre coincidentes (Olsen *et al.* 2005a, Olsen *et al.* 2005b, Drews *et al.* 2009, Kolb *et al.* 2012). Weiner *et al.* (2001a), basándose en ideas expuestas por Fisher y Miles (1973), propusieron que, frente a una siembra en líneas, en un patrón teórico completamente uniforme la distancia de cada individuo del cultivo a sus vecinos está maximizada, mientras que se minimiza la distancia media de las plántulas arvenses a un individuo del cultivo. Un patrón completamente uniforme permitiría que las plantas del cultivo empezaran a interactuar antes con las arvenses, mientras que la interacción con otros individuos del cultivo se retrasaría lo más posible. Las labores previas a la siembra de los cereales promueven que la germinación de las arvenses ocurra posteriormente a la del cultivo, de forma que la interacción del cultivo con las plantas arvenses sucedería en un momento en el que el tamaño de las plántulas del cultivo fuera, en general, mayor que el de las plántulas de las malas hierbas, y el cultivo podría tener una ventaja en esta interacción.

Cuando el cultivo se siembra en líneas, conforme se incrementa la distancia entre estas, las plantas del cultivo están más concentradas dentro de la línea y el espacio disponible para el crecimiento de cada planta de cultivo presenta una forma más rectangular, y por tanto, al menos en una dirección, las plantas del cultivo interferirán entre sí más tempranamente, mientras que la competencia con las plantas arvenses se dará más tardíamente, cuando estas tengan un tamaño similar al del cultivo. Por su parte en un tipo de siembra aleatoria pueden darse situaciones contrastadas en cuanto a la interacción entre el cultivo y las arvenses. La figura 1 muestra tres tipos de patrones que podrían darse en la siembra de cereales.

Un patrón completamente uniforme no se consigue con las sembradoras descritas anteriormente, las utilizadas normalmente por los agricultores, pero un patrón parecido podría lograrse reduciendo aún más la distancia entre líneas de siembra en aquellas sembradoras que lo permitiesen.

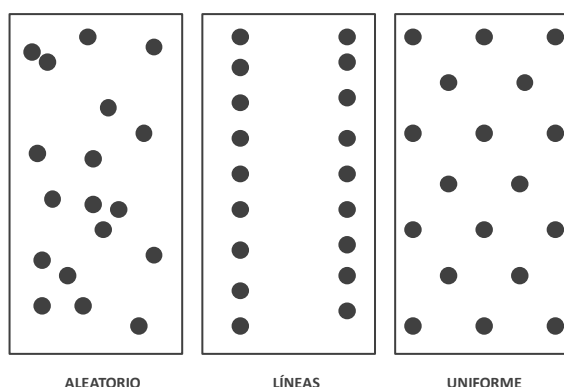


Figura 1. Esquema mostrando tres tipos de distribución espacial de la siembra de cereales.

La posición de los individuos del cultivo en la parcela determina la distancia entre ellos y la distancia a las plantas arvenses, y por tanto, podemos sugerir que condicionará su crecimiento, la localización de biomasa hacia unas estructuras u otras, la adquisición de recursos y en último término la disponibilidad de estos para las arvenses.

El patrón de siembra puede condicionar no sólo el crecimiento y la distribución de la biomasa aérea del cultivo sino también el crecimiento y la distribución espacial de sus raíces. Más allá de los cambios en el rendimiento y en la biomasa del cultivo, el patrón de siembra podría dar lugar a la variación en algunos caracteres morfofuncionales del mismo como la altura, el área foliar o el cociente de área foliar. En el contexto de la agricultura ecológica es relevante analizar si se producen cambios en caracteres relacionados con la intercepción de la luz, que repercutan tanto en el crecimiento del cultivo como en la disponibilidad de luz para las plantas arvenses.

La disponibilidad de luz para las arvenses puede estar condicionada por la distancia de siembra, pero también dentro de las parcelas el ambiente lumínico puede ser muy heterogéneo. Esto puede resultar de fallos en la germinación de algunos individuos del cultivo, de la distribución agregada de las arvenses (Colbach *et al.* 2000, González-Andujar y Saavedra 2003), o de su emergencia extendida a lo largo del tiempo (Saatkamp *et al.* 2011, Fried *et al.* 2012). Además, el propio crecimiento del cultivo y de las arvenses da lugar a una variabilidad temporal en la disponibilidad de luz. Los mecanismos que tienen las plantas para adecuarse a la sombra y mantener la ganancia de carbono son variados. Desde adaptaciones fisiológicas o cambios en la orientación de tallos y hojas, pasando por la disposición de las hojas en la parte superior del tallo, el incremento en altura, debido a la elongación del tallo o a la localización de mayor biomasa a estructuras de sostén, o el

aumento de la superficie foliar, ya sea por la mayor localización de biomasa a las hojas o más frecuentemente por la producción de hojas más grandes y finas, entre otras. Estas respuestas no se han analizado en profundidad para las arvenses, pero son necesarias a la hora de entender la respuesta de estas especies a manejos basados en cambios en la disponibilidad de recursos.

3.2. El patrón de siembra y la diversidad de las comunidades arvenses

Los manejos agrícolas pueden condicionar tanto la abundancia como la composición y diversidad de las comunidades arvenses. El efecto de algunos tipos de manejo sobre la diversidad de las arvenses ha sido ampliamente estudiado, como por ejemplo el impacto de altas dosis de fertilizantes o de herbicidas (Armengot *et al.* 2011, Cirujeda *et al.* 2011, Jose-Maria *et al.* 2011). Sin embargo el efecto que otros manejos menos intensivos tienen sobre la diversidad de las arvenses es poco conocido. En la agricultura ecológica, el estudio del efecto de estos manejos resulta especialmente relevante cuando, como sucede en este tipo de agricultura, uno de los objetivos es mantener los servicios ecosistémicos que proveen las comunidades arvenses. También si queremos determinar y predecir las comunidades resultantes de implementar tales modelos. La gran mayoría de los trabajos sobre los efectos del patrón de siembra se han llevado a cabo en condiciones de agricultura convencional o centrándose en las respuestas de las arvenses dominantes a la distancia de siembra. En agricultura ecológica, modificar el patrón de siembra del cultivo podría ser un manejo coherente con las especificidades de este tipo de agricultura, pero su efecto ha de analizarse sobre el conjunto de especies que componen las comunidades biológicas presentes.

Por otra parte, en la cultura agrícola convencional se ha relacionado el incremento de la productividad de un sistema con una reducción en la riqueza de especies, a menudo asociado a un incremento de la dominancia de unas pocas (Stevens *et al.* 2004, Chalcraft *et al.* 2009). Sin embargo, dentro del paradigma que reconoce a las arvenses como parte fundamental de los agrosistemas, parece más adecuado un manejo que tenga en cuenta y se sustente en la diversidad de estas especies. Por ello, puede ser de gran importancia determinar las relaciones entre la abundancia y la diversidad de estas especies y la biomasa o el rendimiento del cultivo. Este enfoque puede ayudar a establecer cuáles y cómo son las interacciones entre la conservación de la diversidad y la producción de los sistemas agrarios.

Lo anterior nos sirve para encuadrar el siguiente apartado de los objetivos e hipótesis abordados en la presente tesis doctoral. El eje en torno al que se estructura esta tesis es el efecto del patrón de siembra sobre el crecimiento del cultivo y de las especies arvenses. El interés de este estudio se justifica por la necesidad de contar con datos relativos al efecto del patrón de siembra en condiciones climáticas mediterráneas y en el contexto de un manejo ecológico. Gran parte de los estudios que analizan el patrón de siembra se refieren a otros cultivos (Sharrat y McWilliams 2005), otras latitudes y condiciones climáticas (Weiner *et al.* 2001), o se sitúan en el contexto de un manejo agrícola convencional (no ecológico) sin considerar el efecto del patrón de siembra sobre la composición y diversidad de las comunidades arvenses (Singels y Smit 2009).

Además de este análisis, y tal y como se han presentado brevemente en este apartado, otras cuestiones paralelas han merecido atención a lo largo del proceso de investigación y durante el desarrollo de la presente memoria. En concreto, la relación entre la disponibilidad de luz y las estrategias morfofuncionales de las especies arvenses y la relación entre variables productivas del cultivo y de las especies arvenses y la diversidad de estas comunidades.

4. Objetivos y estructura de la memoria

El objetivo general es caracterizar el efecto de la variación del patrón de siembra sobre variables productivas del cultivo y de las arvenses, y cuantificar el efecto del patrón de siembra sobre caracteres morfofuncionales de la vegetación relacionados con la interceptación de la luz. Además se pretende caracterizar el efecto de este tipo de manejo sobre la composición y diversidad de las comunidades arvenses. Para ello, se llevó a cabo un experimento en el que se analizaron tres patrones de siembra en líneas (líneas separadas a 7, 12 y 17 cm) y un patrón que puede asimilarse a una distribución aleatoria. El experimento se realizó a lo largo de tres campañas agrícolas en condiciones de manejo ecológico. La vegetación arvense estaba constituida tanto por la flora espontánea presente en la parcela como por una especie, *Avena sterilis* L., sembrada con motivos experimentales. Los patrones de siembra a lo largo de esta tesis se referirán como distancias de siembra.

Se pretende alcanzar los siguientes objetivos concretos:

1. Caracterizar el efecto de la distancia de siembra sobre distintos parámetros productivos del cultivo y sobre la densidad, la biomasa y la supervivencia de las arvenses.
2. Determinar el efecto de la distancia de siembra sobre la transmisión de la luz, a través de la columna vertical de la vegetación, y sobre los valores de algunos caracteres morfofuncionales del cultivo y de la vegetación arvense.
3. Caracterizar el efecto de la distancia de siembra sobre la abundancia y la distribución vertical y horizontal de la biomasa radical del cultivo y de las arvenses.
4. Determinar la respuesta de la composición y de la diversidad taxonómica de las comunidades arvenses a la distancia de siembra.
5. Caracterizar el efecto de condiciones locales tales como la distancia de *A. sterilis* al cultivo y a otros individuos arvenses, sobre la supervivencia, el tamaño y la reproducción de los individuos de dicha especie.
6. Identificar estrategias morfofuncionales de las arvenses frente a escenarios con diferente disponibilidad de luz.
7. Caracterizar la relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la producción primaria de estas especies y del cultivo.

La memoria se estructura en ocho capítulos. El presente capítulo es la introducción general de la tesis. En el capítulo 2 se describe el diseño del experimento y su localización. Los capítulos 3 al 6 presentan los resultados obtenidos de acuerdo con los objetivos concretos de la investigación. Cada uno de ellos está estructurado en introducción, material y métodos, resultados, discusión y conclusiones. En el capítulo 7 se discuten en conjunto los resultados de los capítulos de resultados y se presentan perspectivas de investigación, y el capítulo 8 sintetiza las conclusiones del estudio. Además se adjunta un resumen en inglés, y en español, de la introducción, los métodos y los resultados principales generados en esta tesis.

En el primer capítulo de investigación (**Capítulo 3**) se analiza el efecto del patrón de siembra sobre parámetros productivos del cultivo, y sobre la densidad y la biomasa aérea de la comunidad arvense, en dos momentos del desarrollo del cultivo, a lo largo de tres campañas agrícolas. Además, se analiza el efecto del patrón de siembra sobre la supervivencia de las dos especies arvenses más abundantes en una de las campañas

agrícolas, y sobre la reproducción de una de ellas. Nuestra hipótesis es que la siembra del cultivo a distancias reducidas entre líneas, frente a distancias anchas o una siembra aleatoria, disminuye la competencia entre plantas del cultivo, al reducir la agregación dentro de la línea de siembra, al tiempo que aumenta la competencia del cultivo con las arvenses. Esto da lugar al incremento en el valor de las variables productivas del cultivo y a la reducción en la abundancia, la biomasa, la reproducción y la supervivencia de las arvenses.

El patrón de siembra determina en buena medida las condiciones locales de los individuos arvenses, por ejemplo limitando su distancia a los individuos del cultivo. Aún así, dentro de cada patrón de siembra las arvenses diferirán en su posición respecto al cultivo y a otras arvenses y esto podría determinar la variabilidad existente entre individuos en cuanto a su tamaño y reproducción. En el **capítulo 3** también se analiza el efecto de las condiciones locales, caracterizadas por la distancia al individuo del cultivo más próximo, la distancia mínima a otra planta arvense y la especie a la que esta pertenece, sobre la supervivencia, el tamaño y la reproducción de individuos de *A. sterilis*. Nuestra hipótesis es que el tamaño y la reproducción de los individuos de *A. sterilis* aumenta conforme se incrementa su distancia al cultivo y al vecino arvense más cercano y cuando este vecino no es un individuo de la misma especie.

En el **capítulo 4** se analiza el efecto del patrón de siembra sobre la transmisión de la luz a través de la vegetación (cultivo y vegetación arvense), y la relación entre el patrón de siembra y algunos caracteres morfofuncionales, del cultivo y de las arvenses, relacionados con la intercepción de la luz como la altura y la superficie foliar. También, se analizan las diferencias entre los patrones de siembra ensayados respecto a la distribución, y la variabilidad, del índice de área foliar y de las alturas en la comunidad vegetal.

Nuestra hipótesis es que conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra, la luz transmitida a través del dosel del cultivo también se reduce. La siembra aleatoria condicionará una mayor variabilidad espacial en la transmisión de la luz en la parcela, combinando situaciones donde los valores de radiación transmitida sean elevados con otras donde los valores serán más reducidos. Esto puede determinar que los valores medios en esta siembra sean intermedios dentro del gradiente de distancias entre líneas de siembra. Las diferencias entre distancias de siembra serán más evidentes en un primer estado de desarrollo del cultivo, cuando el dosel del mismo no se haya cerrado por completo. Estas diferencias en la luz transmitida irán paralelas a cambios en caracteres morfofuncionales del

cultivo. Conforme se reduzca la distancia entre líneas de siembra, y por tanto la agregación de las plantas del cultivo dentro de la línea, la altura del cultivo será menor y una mayor cantidad de recursos podrán ser invertidos en aumentar la superficie foliar. La siembra aleatoria presentará, para estas variables, unos valores intermedios dentro del gradiente de distancias entre líneas. Las arvenses responderán a la reducción de la distancia entre líneas de siembra incrementando bien su altura o su área foliar. Los valores de estas variables en las arvenses situadas en las parcelas de siembra aleatoria serán intermedios dentro del gradiente de distancias entre líneas. Además, esperamos que conforme aumenta la distancia entre líneas de siembra disminuya la variabilidad en altura dentro de la comunidad arvense y que la superficie foliar de la comunidad se localice en capas más altas.

En el **capítulo 4** también se analiza la respuesta de las cuatro especies arvenses más abundantes en el experimento, y del conjunto de las especies menos frecuentes, a la disponibilidad de la luz. En concreto, se analiza si estas especies responden a la reducción en la disponibilidad incrementando la altura o la superficie foliar, y si la respuesta se produce ante las condiciones de luz existentes antes del cierre del dosel del cultivo o más tardíamente.

En el **capítulo 5** se analiza la respuesta de la composición florística y de la diversidad taxonómica de las comunidades arvenses al patrón de siembra. La variación en la distancia de siembra puede suponer un cambio en la utilización de los recursos por parte del cultivo, así como en las relaciones inter-específicas entre el cultivo y las arvenses dando lugar a cambios en la abundancia relativa de las especies.

En el **capítulo 6** se analiza el efecto del patrón de siembra sobre la biomasa radical del cultivo y de las arvenses, así como la distribución vertical y horizontal de esta biomasa. Nuestra hipótesis es que cuando el cultivo se siembra en líneas, conforme se incrementa la distancia entre estas, la ocupación del espacio entre las líneas por parte de las raíces del cultivo será menor. En la siembra aleatoria esperamos una mayor variabilidad en la ocupación del espacio. Además, al combinarse situaciones donde la agregación del cultivo es mayor con otras donde los individuos aparecen más separados, los valores medios obtenidos serán intermedios dentro del gradiente de distancias entre líneas de siembra.

Por último, en los **capítulos 5 y 6** se analiza la relación entre la diversidad biológica de las comunidades arvenses y la producción primaria (aérea y radical) del cultivo y de las arvenses. La riqueza de especies arvenses y la proporción en la que se encuentran cada una de ellas puede condicionar el efecto de la abundancia arvense sobre el cultivo. En algunos sistemas agrarios la diversidad de las arvenses podría no afectar significativamente a la producción del cultivo, lo que abriría nuevas posibilidades para un manejo más sostenible de estas especies.

CAPÍTULO 2. MÉTODOS GENERALES

En este capítulo se describe el diseño experimental realizado para abordar los objetivos de esta tesis. Se estableció un experimento de campo en el que un trigo blando de invierno (*Triticum aestivum* L. cv. Marius) fue cultivado según cuatro distancias de siembra diferentes. El experimento se llevó a cabo en condiciones de agricultura ecológica a lo largo de tres campañas agrícolas durante el periodo comprendido entre octubre de 2003 y julio de 2006.

Durante las tres campañas agrícolas anteriores al inicio del experimento, los campos en los que se llevó a cabo el mismo habían sido manejados conforme a las especificaciones de la agricultura ecológica y utilizados como parcelas experimentales dentro del proyecto WECOF (*Strategies of Weed Control in Organic Farming*) financiado dentro del quinto programa marco de la Unión Europea.

1. Localización del experimento

El experimento se localizó en la finca “El Encín”, perteneciente al Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA). La finca está situada en Alcalá de Henares (Madrid; 40° 31’N; 3° 17’O). Las parcelas experimentales se encuentran situadas a 610 m.s.m. El suelo de las parcelas experimentales es de tipo alfisol con una textura franca (31% de arena, 29% de arcilla y 40% de limo, en los primeros 40 cm). El contenido en materia orgánica era en torno al 1%.

El clima es de tipo mediterráneo semiárido (Strahler y Strahler 2000), con veranos cálidos y secos e inviernos suaves y húmedos. La temperatura media y la precipitación media mensual en cada uno de los tres años de experimentación se muestra en la figura 1. En nuestro caso, es especialmente importante el periodo comprendido entre la siembra (noviembre-diciembre) y la recolección (julio) del cultivo, periodo que se denomina campaña agrícola. La mayor diferencia entre las tres campañas fue debida a las precipitaciones. La precipitación total en la campaña 2005-2006 fue de 405 mm, un valor cercano a la media (440 mm) de un periodo amplio de años elegido como referencia (1985-

2008). La campaña 2003-2004 fue la más húmeda de las tres estudiadas, con 588 mm de precipitación total. Por su parte, la campaña 2004-2005 registró una acusada escasez de precipitaciones, en especial a partir del mes de noviembre, siendo la precipitación total de tan sólo 228 mm, muy por debajo de la media del periodo 1985-2008. La temperatura media de cada una de las campañas estudiadas (figura 1) fue algo menor que la registrada en las últimas veintitrés (13,8 °C).

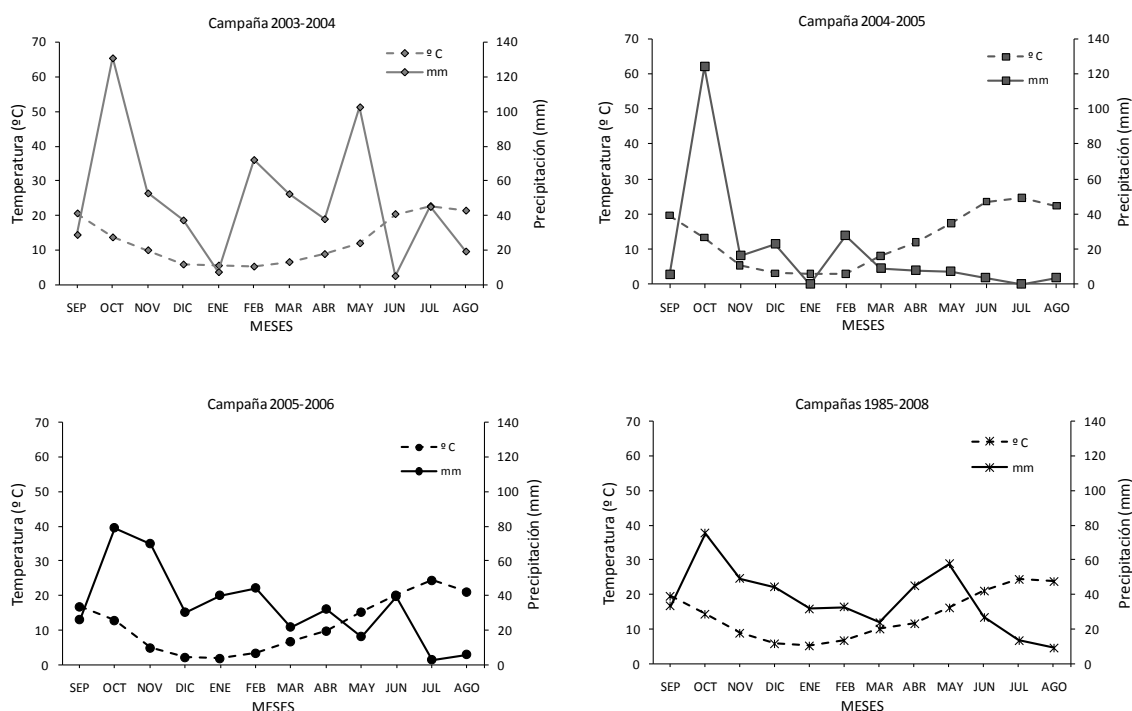


Figura 1: Diagramas ombrotérmicos para cada una de las campañas agrícolas estudiadas, y para un periodo amplio de referencia (1985 y 2008). Los años se presentan desde septiembre a agosto para observar mejor la campaña agrícola. Los datos han sido obtenidos de la estación meteorológica situada en la finca “El Encín” (estación nº3170 de la red de la Agencia Estatal de Meteorología, AEMET).

2. Diseño experimental

El experimento consistió en un diseño en bloques al azar con tres repeticiones y un tratamiento, la distancia de siembra. En nuestro experimento, los niveles del tratamiento fueron cuatro: una siembra aleatoria (siembra “a voleo”) y tres distancias entre líneas de siembra, 17, 12 y 7 cm (Figura 2). La variación en la distancia entre líneas de siembra supone, siempre que la densidad de siembra se mantenga constante, una variación en la posición de

los individuos dentro de la misma línea de siembra. De esta forma, conforme la distancia entre líneas de siembra se reduce, se incrementa la distancia entre los individuos situados en una línea y por tanto varía el espacio potencialmente disponible para cada individuo. En la siembra aleatoria se combinan situaciones donde los individuos del cultivo están muy agregados con otras donde estos lo están menos.

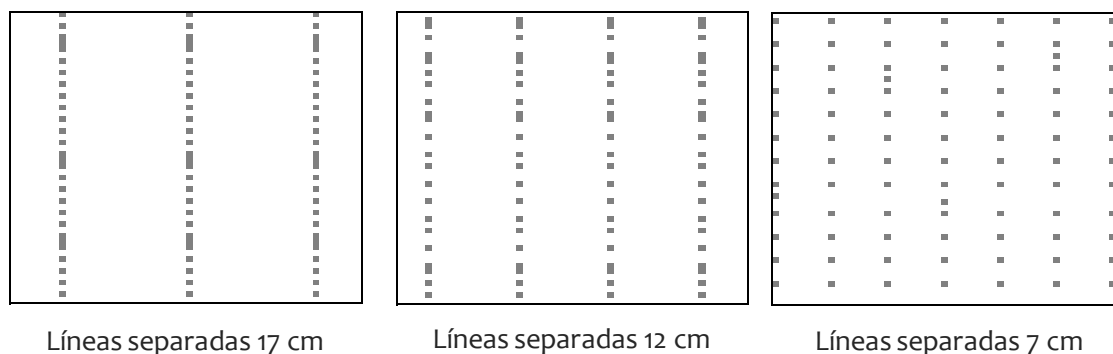


Figura 2. Esquema de los patrones de siembra en líneas analizados en esta tesis.

El diseño experimental varió ligeramente en cada una de las campañas agrícolas ya que no en todas ellas estuvieron presentes todas las distancias de siembra y en las dos últimas se incluyó, en cada uno de los bloques, una parcela control donde no se sembró el cultivo y se permitió el desarrollo de la vegetación arvense específica de la zona. En la primera campaña se contrastaron las distancias de 12 y 17 cm y la siembra aleatoria. Las distancias de siembra de 12 y 17 cm se encuentran dentro de aquellas comúnmente utilizadas en la siembra de los cereales en España (MAGRAMA 2008), y pueden ser fácilmente obtenidas con la mayoría de las sembradoras disponibles en el mercado. La sembradora utilizada en este ensayo fue una sembradora “a chorrillo” con 16 botas de siembra, de tipo reja, repartidas en tres bastidores (marca Gil, prototipo previo del modelo SANL-3F-16; figura 3a y 3b). El diseño de la sembradora permitía la movilidad de las botas a lo largo de los bastidores, pudiéndose así lograr cada una de las distancias entre líneas de siembra.



Figura 3: (A) Vista de la sembradora provista de botas de siembra para sembrar a las distancias de 7,12 y 17 cm. (B) Detalle de las botas de siembra.

La siembra aleatoria (o siembra “a voleo”) se llevó a cabo con una sembradora de chorrillo convencional, en la que se habían eliminado las botas de siembra e instalado una placa metálica inclinada a lo largo de los tubos de caída del grano, con el fin de que estos rebotaran y se esparcieran por la parcela aleatoriamente (figura 4). La inclusión de la siembra al azar permite reproducir el tipo de siembra realizada por los agricultores con otros aperos, como las abonadoras centrífugas, distintos de las sembradoras convencionales.



Figura 4: Sembradora utilizada en la siembra aleatoria. En ella se puede apreciar la ausencia de las botas de siembra y la placa metálica instalada bajo los tubos de caída del grano.

En la segunda campaña, se optó por incluir la distancia de siembra de 7 cm. Esta decisión respondía a nuestro interés de reproducir un patrón de siembra lo más uniforme posible con el tipo de sembradoras utilizadas habitualmente. En la última campaña fueron

comparadas todas las distancias. Una síntesis del diseño experimental se muestra en la tabla 1.

Campaña	Bloques	Parcelas en cada bloque	Distancias de siembra comparadas	Parcela control	Total de parcelas en el experimento
2003-2004	3	3	12 y 17 cm, siembra aleatoria	NO	9
2004-2005	3	4	7, 12 y 17 cm	SÍ	12
2005-2006	3	5	7, 12 y 17 cm, siembra aleatoria	SÍ	15

Tabla 1. Síntesis del diseño experimental llevado a cabo en cada una de las campañas.

En todos los casos, las parcelas medían 12 x 4 metros y la separación entre cada una era de un metro. La separación entre los bloques fue de dos metros. El campo en el que se dispuso el experimento a lo largo de las tres campañas estaba dividido en varias zonas. Cada una de estas zonas había estado sometida desde el año 2000 a una rotación trigo - leguminosa. Las parcelas experimentales no se mantuvieron cada campaña en la misma zona, sino que se situaron siempre en una zona que hubiera sido cultivada el año anterior con una leguminosa.

En las tres campañas y en todas las distancias de siembra, la dosis de siembra del trigo se ajustó para obtener una densidad de 350 plantas/m². La siembra del cultivo se realizó en noviembre o diciembre, la fecha exacta varió a lo largo de las tres campañas para adecuarse a las condiciones meteorológicas (tabla 2).

En todas las campañas, dos días antes de la siembra del cultivo, se sembró en todas las parcelas una especie arvense, *Avena sterilis* L., no presente de forma natural en las parcelas experimentales, y cuyas semillas fueron recolectadas en otras zonas de la finca “El Encín”.

La siembra de *A. sterilis* se realizó en dirección perpendicular a la siembra del cultivo, con una micro-sembradora de precisión (Walter & Wintersteiger KG-OSD, figura 5), ajustando la dosis de siembra para lograr 50 plantas/m². La inclusión de esta especie en el experimento se debió a que *A. sterilis* es una de las principales arvenses en los cultivos de cereales en la Península Ibérica (García-Baudin 1982, Barroso et al. 2011), y una de las habitualmente citadas como problemáticas por su morfología, características biológicas y hábito de crecimiento similar al cultivo (Fernández-Quintanilla et al. 1986, García y Fernández-Quintanilla 1991). El uso de una especie arvense como mala hierba patrón ha sido habitual en experimentos de competencia (Lotz et al. 1996, Vitta y Fernández-Quintanilla 1996, Olsen et al. 2005a, Olsen et al. 2005b). En nuestro caso nos permitió estimar el efecto del

tratamiento sobre una especie que emerge con una densidad conocida y similar en todo el experimento.



Figura 5. Micro-sembradora de precisión con la que se llevó a cabo la siembra de *A. sterilis* en el experimento.

3. Número y distribución de las unidades muestrales

Para el registro de las variables físicas y biológicas en las parcelas experimentales se distribuyeron en cada una de ellas, al azar, 15 cuadrados de muestreo (marcos) de 0,5 x 0,5 metros. Los marcos se situaron en las parcelas tras la nascencia del cultivo y se asignaron de forma aleatoria a tres momentos de muestreo (5 marcos por momento de muestreo; tabla 2, figura 6), que se hicieron coincidir con estados clave del desarrollo del cultivo: ahijamiento (la aparición de tallos laterales), encañado (la elongación del tallo) y antesis (floración).

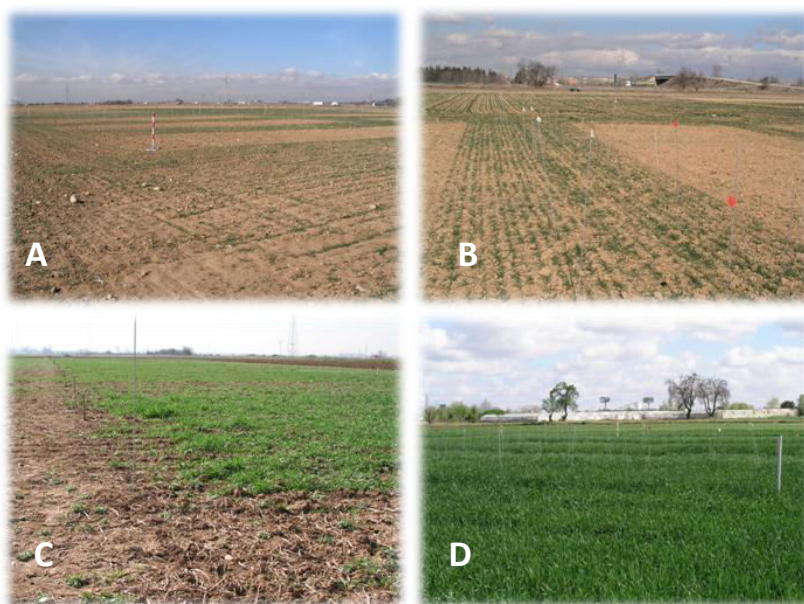


Figura 6. (A) Vista general del experimento poco después de la emergencia del cultivo. (B) Detalle de una parcela cuando el cultivo comenzaba su desarrollo. Se observan varillas de metal marcando la posición de los marcos de muestreo. (C) Vista del experimento al inicio del estado de ahijamiento del cultivo. (D) Vista del experimento cuando el cereal se encontraba en el estado de encañado.

En las condiciones en las que se llevó a cabo el experimento, un cultivo de trigo de invierno en la zona central de la Península Ibérica, el muestreo en el estado de ahijamiento se correspondía con un momento en el que la mayor parte de las arvenses “de invierno” ya habían germinado, y acompañarían al cultivo a lo largo de todo su desarrollo. En el estado de antesis del trigo, la mayor parte de estas especies se encontraban en floración o en fructificación.

Operación realizada	Campaña		
	2003-2004	2004-2005	2005-2006
Siembra del cultivo	14 de Noviembre	17 de Noviembre	9 de Diciembre
Siembra de <i>Avena sterilis</i>	12 de Noviembre	15 de Noviembre	7 de Diciembre
Muestreos en el estado de ahijamiento del cultivo	5 - 12 de Febrero	7-13 de Marzo	14-31 de Marzo
Muestreos en el estado de encañado del cultivo	12-25 de Abril	14-26 de Abril	14-28 de Abril
Muestreos en el estado de antesis del cultivo	17-29 de Mayo	9-11 de Mayo	18-25 de Mayo
Muestreo reproducción de <i>Avena sterilis</i>			22-23 de Mayo
Recolección del cultivo	15-20 Junio	9-13 Junio	13-17 Junio

Tabla 2. Fechas de la siembra y de la cosecha del cultivo y de los principales muestreos realizados en cada una de las campañas.

El muestreo realizado en la antesis del trigo no fue destructivo, por lo que en esos mismos marcos se llevó a cabo el muestreo de la reproducción de *A. sterilis* y la cosecha del cultivo. Las variables registradas en cada uno de los momentos de muestreo se especifican en las tablas 3 y 4. En las campañas 2004-2005 y 2005-2006 además de estos 15 marcos se establecieron en todas las parcelas, excepto en las parcelas control, otros tres marcos de 1 x 1 metros. En estos marcos se eliminó manualmente la vegetación arvense al inicio de cada campaña y se mantuvieron así a lo largo de todo el desarrollo del cultivo. En el centro de cada uno de estos marcos se dispuso otro de 0,5 x 0,5 metros, donde se registraron variables relativas al crecimiento y la reproducción del cultivo en ausencia de vegetación arvense (tabla 4).

Por su parte, en las parcelas control se tomaron datos relativos a la abundancia de las arvenses (altura, cobertura, densidad y biomasa) y a su reproducción (reproducción de *A. sterilis*).

Tipo de Variable	Especie	Variable	Marcos muestreados en cada parcela			
			Estado de desarrollo del cultivo			Recolección del cultivo
			Ahijamiento	Encañado	Antesis	
VARIABLES BIOLÓGICAS	Cultivo (<i>Triticum aestivum</i>)	Cobertura	5	5	5	-
		Altura	5	5	5	-
		Biomasa aérea	5	5	-	-
		Biomasa radical	-	3	-	-
		Superficie Foliar	5	5	-	-
		Rendimiento	-	-	-	5
	Para cada una de las especies arvenses presentes	Densidad	5	5	5	-
		Cobertura	5	5	5	-
		Altura	5	5	5	-
		Biomasa aérea	5	5	-	-
		Biomasa radical	-	3	-	-
	<i>Avena sterilis</i>	Número de panículas y espiguillas	-	-	5	-
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS		Radiación fotosintéticamente activa (PAR)	5	5	-	-
		NO ₃ ⁻	-	3	-	-
		P	-	3	-	-
		Humedad gravimétrica	-	3	-	-

Tabla 3. Variables registradas en los principales momentos de muestreo en los marcos con presencia de vegetación arvense. Datos registrados en cada una de las campañas. En la campaña 2003-2004 no se realizó el muestreo de biomasa radical. En la campaña 2005-2006 no pudo obtenerse el contenido en fósforo Olsen (P).

Tipo de Variable	Variable	Marcos muestreados en cada parcela			
		Estado de desarrollo del cultivo			Recolección del cultivo
		Ahijamiento	Encañado	Antesis	
VARIABLES BIOLÓGICAS	Cobertura	3	3	3	-
	Altura	3	3	3	-
	Biomasa aérea	-	-	-	-
	Biomasa radical	-	3	-	-
	Superficie Foliar	-	3	-	-
	Rendimiento	-	-	-	3
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	Radiación fotosintéticamente activa (PAR)	3	3	-	-

Tabla 4. Variables registradas en los principales momentos de muestreo en los marcos donde la vegetación arvense fue eliminada. Datos registrados únicamente en las campañas 2004-2005 y 2005-2006.

CAPÍTULO 3. RESPUESTA DE PARÁMETROS PRODUCTIVOS DEL CULTIVO Y DE LAS ARVENSES A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO

1. Introducción

El conocimiento de las relaciones interespecíficas es esencial para entender la coexistencia de las especies y el funcionamiento de las comunidades vegetales (Lortie *et al.* 2004, Maestre y Cortina 2004, Brooker y Kikvidze 2008, Valiente-Banuet y Verdú 2008, Martorell y Freckleton 2013). La competencia entre las plantas es determinante en la concepción y manejo de los sistemas agrícolas. En estos, se promueve la dominancia de una especie, el cultivo, o de unas pocas especies, policultivos, respecto al resto de especies vegetales presentes, en su mayoría arvenses. La dominancia del cultivo se facilita mediante la eliminación directa de estas últimas, o mediante estrategias culturales que lo favorecen. En todos los casos, el objetivo es minimizar la competencia con el resto de las plantas de germinación espontánea.

Habitualmente, la concepción de las arvenses como especies dañinas ha enfatizado los inconvenientes de su presencia en los sistemas agrícolas. La literatura científica abunda en estudios sobre el efecto negativo de estas especies en el crecimiento y posterior rendimiento del cultivo (Cousens 1985, Christensen 1995, Didon y Bostrom 2003, Karimmojeni *et al.* 2010, Hussain *et al.* 2011). Sin embargo, la trama de relaciones interespecíficas es muy compleja y la asignación de una interacción a un tipo concreto (competencia, mutualismo, etc.) constituye una simplificación de la realidad ecológica, cuyo dinamismo puede cambiar el signo del balance según las circunstancias ambientales del momento (Suzuki y Suzuki 2011, Jensen *et al.* 2012, Álvarez-Yépiz *et al.* 2014). Actualmente, comienza a destacarse la importancia de los servicios que la vegetación arvense puede prestar al sistema agrícola (Gerowitt *et al.* 2003, Marshall *et al.* 2003, Hyvönen y Huusela-Veistola 2008, Carvalheiro *et al.* 2011, Petit *et al.* 2011).

En el contexto de la agricultura ecológica, permanece la idea de manejar estas especies para reducir el impacto sobre la producción del cultivo, pero al mismo tiempo se subraya la

necesidad de mantener su presencia y diversidad (van Elsen 2000, Kristiansen *et al.* 2001, Unión Europea 2007, IFOAM 2011). En la práctica, el control de la vegetación arvense condiciona la adopción de un sistema ecológico de producción por parte de muchos agricultores (Bond y Grundy 2001, Kristiansen *et al.* 2001, Bàrberi 2002, Drews *et al.* 2009) y ha dado lugar a una creciente investigación en métodos de manejo de las comunidades arvenses, compatibles con los principios y la legislación en materia de agricultura ecológica (Bilalis *et al.* 2009, Drews *et al.* 2009, Kruidhof *et al.* 2009, Anderson 2010, Ulloa *et al.* 2010, Benaragama y Shirliffe 2013). Parte de los métodos propuestos son adaptaciones de los empleados en la agricultura tradicionalmente y que quedaron en cierto desuso con la generalización de los herbicidas químicos.

En el cultivo de cereales ecológicos, algunos de los métodos más utilizados son el uso de rotaciones (García *et al.* 1997), el incremento de la densidad de siembra (Wilson *et al.* 1995, Hashem *et al.* 1998, Korres y Froud-Williams 2002), la escarda mediante aperos de labranza (Cirujeda *et al.* 2003, Vanhala *et al.* 2006), la utilización de variedades con caracteres morfológicos que confieren ventaja al cultivo en la competencia por los recursos (Christensen 1995, Lemerle *et al.* 1996, Lammerts van Bueren 2006, Drews *et al.* 2009) y el retraso en la fecha de siembra. También pueden utilizarse algunos compuestos que actúan como herbicidas de origen biológico para reemplazar a los sintetizados químicamente (Unión Europea 2007).

La mayoría de estos métodos son potencialmente útiles en el marco de cualquier tipo de agricultura. Otro método que merece consideración en el cultivo ecológico de cereales es el control de la distancia de siembra. Al igual que el uso de variedades con caracteres morfológicos determinados o el manejo de la densidad de siembra, este método promueve un cambio en la estructura espacial de la comunidad y consecuentemente en los procesos funcionales subyacentes.

1.1. La distancia de siembra como herramienta de manejo de la vegetación arvense en el cultivo de cereales ecológicos

La siembra de cereales, se realiza generalmente mediante sembradoras de chorrillo que disponen las semillas en líneas separadas entre sí a una distancia que es función de la distancia a la que están separados los elementos de siembra. Las distancias de siembra comúnmente utilizadas en España varían entre 11 y 25 cm (MAGRAMA 2008), en función del tipo de sembradora y de la utilización o no de métodos de escarda física (Mertens 2002). La

variación en la distancia entre líneas de siembra supone también, siempre que la densidad de siembra se mantenga constante, una variación en la posición de los individuos del cultivo dentro de una misma línea de siembra. De esta forma, conforme la distancia entre líneas de siembra se reduce, se incrementa la distancia entre los individuos del cultivo situados en una línea de siembra concreta, reduciendo la agregación dentro de la misma, pero aumentándola entre las líneas adyacentes. Por tanto, los cambios en la distancia entre líneas de siembra representan también una modificación de la superficie y de la configuración espacial potencialmente disponible para cada individuo del cultivo. El crecimiento y la reproducción de una planta son función, entre otras, de dichas variables (Watkinson 1980, Vandermeer 1984, Damgaard *et al.* 2002, Weiner y Freckleton 2010). Esto sugiere que un cambio en la distancia de siembra repercutirá en el crecimiento del cultivo, y en su competencia con las plantas arvenses, pudiendo afectar en último término al rendimiento agrícola (Regnier y Bakelana 1995). Fisher y Miles (1973) expusieron que un patrón de siembra completamente uniforme (donde la distancia entre los individuos vecinos es muy parecida), como suele suceder en una disposición del cultivo en triángulo equilátero (siembra al “tresbolillo”), podría lograr la mejor ocupación del espacio por parte del cultivo y la máxima supresión del crecimiento de las plantas arvenses (Weiner *et al.* 2001). Esto puede explicarse en relación al momento en el que sucede la interacción entre los individuos del cultivo y entre estos y las plantas arvenses. Un cultivo puede representarse como una población muy homogénea en la que los individuos emergen simultáneamente. En este caso, la competencia entre los individuos del cultivo se retrasará por más tiempo cuanto más alejados se encuentren unos de otros (Weiner *et al.* 2001).

Por otra parte, la siembra de los cereales se realiza de tal forma que la germinación de las arvenses suele ocurrir posteriormente a la del cultivo. De esta forma, en momentos posteriores a la germinación, el tamaño de las plántulas del cultivo será, en general, mayor que el de las plántulas de las malas hierbas. En un patrón uniforme se minimiza la distancia media de las plántulas arvenses a un individuo del cultivo, de forma que su interacción ocurre en un momento en el que existe una diferencia de tamaño entre el cultivo y las arvenses y, en estos momentos, el cultivo puede presentar una cierta ventaja en la competencia. Cuando el cultivo se siembra en líneas, conforme se incrementa la distancia entre estas el espacio disponible para el crecimiento de cada planta de cultivo presenta una forma más rectangular y, por tanto, al menos en una dirección, las plantas del cultivo interferirán entre sí más tempranamente, mientras que la competencia con las plantas arvenses se dará más tardíamente, cuando estas tengan un tamaño similar al del cultivo.

La efectividad de un patrón de siembra completamente uniforme ha sido investigada en un estudio experimental con trigo de primavera (Weiner *et al.* 2001). Este trabajo, en el que se modificó una sembradora para conseguir dicho patrón, mostró que la biomasa de *Brassica napus* L., utilizada como especie patrón, era menor bajo este tipo de siembra que frente a un patrón en líneas. Sin embargo, en la práctica el coste de una sembradora es elevado y los agricultores se ven restringidos a adoptar patrones de siembra compatibles con sus sembradoras convencionales.

En aquellos casos en los que la posición de los elementos de siembra en el bastidor puede modificarse, una opción relativamente sencilla para lograr un patrón de siembra más uniforme, podría ser reducir la distancia entre líneas de siembra (ITGC 1983). Conforme se reduce esta distancia la rectangularidad del patrón de siembra se disminuye y la distancia entre líneas se aproxima a la distancia entre individuos dentro de una misma línea. Por otra parte, la siembra de los cereales se realiza en algunos casos con aperos diferentes a las sembradoras (por ejemplo abonadoras). Este tipo de siembra da lugar a una localización de las semillas que puede ser considerada azarosa, donde la agregación de las plantas del cultivo y su distancia a los individuos arvenses es muy variable espacialmente.

El análisis de distintos patrones de siembra se ha explorado en agricultura convencional en cuanto a su efecto sobre el rendimiento del cultivo (Begna *et al.* 2001, Andrade *et al.* 2002, Acciaresi y Chidichimo 2007) pero su efecto bajo condiciones de agricultura ecológica y sobre la vegetación arvense ha sido muy poco investigada (Drews *et al.* 2009, Kolb *et al.* 2012).

1.2. Las condiciones ambientales locales como condicionantes de la supervivencia y el crecimiento de las arvenses

La mayoría de los estudios que investigan las relaciones de competencia entre el cultivo y la vegetación arvense se han centrado en examinar el efecto de las estrategias de manejo sobre la densidad o la biomasa de la comunidad arvense presente en la parcela agrícola, pero son muy escasos los que analizan dicho efecto a escalas de mayor detalle espacial, como el individuo (Mertens *et al.* 2002, von Wettberg y Weiner 2004).

Por otra parte, es conocido que muchos procesos relevantes que interfieren en las propiedades estructurales y productivas de las comunidades vegetales se expresan a escalas muy locales (De Miguel *et al.* 2005, Gunton y Kunin 2007). Por ejemplo, dentro de una misma parcela, los individuos experimentan una gran diversidad de ambientes físicos, y

su desarrollo puede responder a las condiciones locales en mayor medida que a condiciones más generales (Mertens *et al.* 2002, Skinner 2005). Esto es especialmente evidente en el contexto del manejo de la distancia de siembra. En cada patrón de siembra existirá un rango potencial de distancias entre una planta arvense y una planta de cultivo, así como entre plantas arvenses. Algunas condiciones locales a las que están expuestas las plantas son: el número de vecinos, la distancia entre ellos, su tamaño o la especie a la que pertenecen, entre otras características (Weigelt *et al.* 2007, Pollnac *et al.* 2009a).

En el caso de las plantas arvenses, la distancia de un individuo con respecto al cultivo y al vecino arvense más cercano, así como la especie a la que este vecino pertenece podrían ser las variables más determinantes. Siendo el cultivo la especie dominante, condiciona en gran medida el ambiente físico, por ejemplo el ambiente lumínico, afectando así al conjunto de las arvenses. Por otra parte, la distancia de un individuo a su vecino más cercano puede entenderse como un espacio mínimo sin competencia. La especie a la que este vecino pertenece también es importante. Varios estudios han sugerido que, dentro de una jerarquía de competencia, las especies más fuertemente competitivas reducen su crecimiento en presencia de vecinos de la misma especie, algo que no sucede con las especies menos competitivas y que este podría ser uno de los mecanismos que facilitase la coexistencia entre especies en comunidades naturales (Stoll y Prati 2001, Monzeglio y Stoll 2005, Wassmuth *et al.* 2009, Vogt *et al.* 2010).

La consideración del efecto de estas condiciones locales sobre los individuos puede ofrecernos una visión más detallada de los procesos que determinan las relaciones cultivo-planta arvense, complementando la obtenida a otras escalas de detalle espacial. Esto es relevante en agricultura ecológica donde el esfuerzo se orienta en entender el funcionamiento de las comunidades biológicas implicadas y la variabilidad interna de las mismas a la hora de plantear un determinado tipo de manejo.

1.3. Objetivos

En este capítulo se aborda un doble objetivo:

- (1) Analizar el efecto de la variación de la distancia de siembra sobre diferentes parámetros productivos de un trigo de invierno (*Triticum aestivum*), y sobre diferentes parámetros de la vegetación arvense (tamaño y supervivencia de la comunidad y reproducción de una especie arvense, *Avena sterilis*, introducida artificialmente en el ensayo).
- (2) Caracterizar el efecto de las condiciones locales sobre el tamaño y la reproducción de individuos de *A. sterilis*.

Partimos de las siguientes hipótesis: (1) las variables productivas del cultivo incrementan su valor conforme la disposición espacial del cultivo es más uniforme. Es decir, cuando el cultivo se siembra a distancias reducidas frente a distancias mayores o una siembra aleatoria. (2) la abundancia, la biomasa, la reproducción y la supervivencia de las arvenses, se reducen conforme la disposición espacial del cultivo es más uniforme. (3) el tamaño y la reproducción de los individuos de *A. sterilis* aumenta conforme se incrementa su distancia al cultivo y al vecino arvense más cercano y cuando este vecino no es un individuo de la misma especie.

2. Métodos

2.1. Diseño experimental

El diseño general del experimento así como la descripción geofísica de la zona donde se localizó el mismo se detallan en el capítulo 2 de Métodos generales. Resumimos aquí el diseño general y la metodología específica del capítulo.

El experimento se situó en la finca El Encín (Madrid), perteneciente al Instituto Madrileño de Investigación y Desarrollo Rural, Agrario y Alimentario (IMIDRA). Los datos se obtuvieron a lo largo de tres campañas agrícolas: 2003-2004, 2004-2005 y 2005-2006. Se realizaron siembras en campo de un trigo de invierno (cv. Marius) a diferentes distancias de siembra. El diseño se ajustó al de un experimento de bloques al azar con tres repeticiones y un tratamiento: la distancia de siembra. Los niveles del tratamiento fueron: una siembra al azar (siembra “a voleo”) y tres distancias entre líneas de siembra de 17, 12 y 7 cm. En la campaña 2003-2004 no se incluyó la distancia de 7 cm y en la campaña 2004-2005 no pudo incluirse la siembra aleatoria (ver Capítulo 2). En las campañas 2004-2005 y 2005-2006, se incluyó además, en cada uno de los bloques, una parcela denominada control en la que el cultivo no se sembró y se permitió la emergencia espontánea de la vegetación arvense.

En todas las campañas, el trigo se sembró ajustando la dosis de siembra para obtener una densidad de 350 plantas/m². Las fechas de siembra variaron ligeramente en cada campaña en función de las condiciones meteorológicas pero se encontraron dentro de las óptimas para la siembra de un cereal de invierno (noviembre – diciembre; ver el Capítulo 2 de Métodos generales). En todas las campañas, dos días antes de la siembra del cereal se procedió a sembrar *A. sterilis* como arvense patrón (la justificación de esta siembra se

describe en el Capítulo 2). Esta especie no estaba presente de manera natural en la zona donde se situó el experimento, aunque sí en otras zonas de la misma finca. La densidad de siembra de *A. sterilis* se ajustó para obtener 50 plantas/m².

2.2. Variables registradas

Para el análisis del efecto de la distancia de siembra sobre las variables productivas del cultivo y sobre la abundancia, tamaño, supervivencia y reproducción de las arvenses se procedió de la siguiente manera: se distribuyeron al azar 15 marcos de 0,5 x 0,5 metros en cada una de las parcelas sembradas (9 parcelas en 2003-2004 y 2004-2005 y 12 en la campaña 2005-2006). Las variables se registraron en tres estados del desarrollo fenológico del cultivo: ahijamiento, encañado y antesis. Los marcos se situaron en las parcelas tras la nascencia del cultivo y se asignaron de forma aleatoria a cada uno de los momentos de muestreo: cinco marcos para el muestreo de ahijamiento, cinco para el de encañado y los cinco marcos restantes se utilizaron en el muestreo en antesis y en la cosecha del cultivo. Además, en las campañas 2004-2005 y 2005-2006 se localizaron otros tres marcos en cada una de las parcelas, que se mantuvieron sin vegetación arvense desde la emergencia del cultivo hasta su cosecha. Con el fin de que representaran adecuadamente las condiciones de ausencia de vegetación arvense, estos marcos se localizaron en el centro de un marco mayor (1 m²) que se mantuvo sin plantas arvenses a lo largo del experimento.

En los marcos con presencia de vegetación arvense (cinco marcos por parcela y estado fenológico) se registraron las siguientes variables:

- Referentes al cultivo de trigo: biomasa, altura y cobertura. La biomasa no se registró en el estado de antesis, y en esos mismos marcos se obtuvo el número de espigas, el peso del grano y el peso de la paja en el momento de la cosecha del cereal.
- Referentes a la comunidad de plantas arvenses (vegetación espontánea y *A. sterilis*): biomasa (no en el estado de antesis), altura y densidad. La reproducción se analizó sólo para *A. sterilis*: número de adultos reproductivos, de panículas y de espiguillas y el número de espiguillas por planta. La supervivencia del conjunto de la comunidad arvense, y de dos especies muy abundantes *A. sterilis* y *Papaver rhoeas* L., se obtuvo como el cociente entre el número de individuos presentes en el estado de antesis y el número de individuos presentes en el estado de ahijamiento.

La densidad de las arvenses se determinó mediante el recuento de los individuos presentes en cada marco. La biomasa del cultivo y de estas especies se obtuvo cortando todos los individuos a nivel del suelo. La biomasa se secó en estufa 24 horas a 80°C, y se pesó

separadamente para el cultivo, *A. sterilis* y el resto de las arvenses. En cada marco, la altura del cultivo y de cada especie arvense se registró en cuatro individuos (o cuando hubo menos individuos en aquellos presentes). El promedio de estos valores representó la altura de la especie en el marco. La altura del conjunto de las arvenses en el marco se obtuvo como el promedio de la altura de las especies presentes, ponderado por su abundancia en el marco. La cobertura del cultivo se estimó visualmente.

El muestreo en el estado de antesis no fue destructivo (no se obtuvo la biomasa del cultivo ni de las arvenses) y esos mismos marcos se utilizaron para registrar el número de espigas y el peso del grano y de la paja en el momento de la cosecha del cereal. En las campañas 2004-2005 y 2005-2006, estas variables se registraron también en los tres marcos sin vegetación arvense. En cada uno de los marcos se cortaron las plantas de trigo y las muestras se secaron en estufa a 80°C durante 24 horas. En cada muestra, se contó el número de espigas, se pesó el total de las plantas y estas se dividieron en espigas y tallos que se pesaron por separado. Para cada muestra, las espigas se trillaron en una microtrilladora experimental (Wheat Head Thresher, Precision Machine Co., Lincoln, NE EEUU), y los granos así obtenidos se pesaron para obtener el rendimiento.

La reproducción de *A. sterilis* se registró sólo en la campaña 2005-2006. Para ello se contó el número de individuos en reproducción, así como las panículas y espiguillas producidas en tres de los cinco marcos con presencia de arvenses designados para el muestreo de antesis. La supervivencia de las arvenses (Spv) se registró en la campaña 2004-2005. Para ello, en los marcos designados para el muestreo de antesis, se contó el número total de individuos de cada una de las especies presentes en dos momentos: en el estado de ahijamiento y en el estado de antesis del cultivo. La tasa de supervivencia del conjunto de las arvenses se obtuvo como $Spv = N_t / N_{t-1}$ siendo N_t el número total de individuos en el estado de antesis y N_{t-1} el número de individuos registrados en esos mismos marcos en el estado en ahijamiento. De manera similar se obtuvo la supervivencia de las dos especies más abundantes en esa campaña *A. sterilis* y *P. rhoeas* ($SpvAvena$ y $SpvPapaver$).

Para el análisis del efecto de las condiciones locales sobre la supervivencia, el tamaño y la reproducción de *A. sterilis* se procedió de la siguiente manera. En la campaña 2004-2005 se seleccionaron 183 individuos repartidos entre las tres distancias de siembra (17 cm = 42 individuos; 12 cm=71 individuos; 7 cm=70 individuos). Los individuos se seleccionaron al azar poco después de que *A. sterilis* hubiera superado el estado de plántula. En ese momento se

midió la distancia a la línea de siembra más cercana (individuo de cultivo más cercano) y a la planta arvense más próxima (vecino), y se anotó la especie a la que esta pertenecía. La idea era comprobar si *A. sterilis* es un vecino más competitivo por los recursos que otras especies. A finales de abril, cerca del inicio de la reproducción de esta especie, se registró el tamaño de los individuos (ADT) como $ADT = \text{Altura} \times \text{Número de tallos} \times \text{Diámetro del tallo mayor en su base}$. Igualmente se midió la altura de la planta arvense que había sido designada como el vecino más próximo de cada individuo y la altura de la planta de cultivo más cercana. Finalmente, cuando se observó que los individuos de *A. sterilis* habían formado las espiguillas, se contabilizó el número de panículas y el número de espiguillas dentro de cada panícula, para determinar el éxito reproductivo de los individuos.

2.3. Análisis numéricos

La unidad de análisis para el primer objetivo ha sido el marco de muestreo, mientras que en el estudio del efecto de las condiciones locales sobre la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de *A. sterilis* la unidad de análisis ha sido el individuo.

2.3.1. Análisis del efecto de la distancia de siembra sobre propiedades del cultivo y de las plantas arvenses

Las diferencias entre las distancias de siembra en los valores de la biomasa del cultivo y de las arvenses, así como en los valores de la cobertura y la altura del cultivo y de la densidad y altura de las arvenses se analizaron mediante modelos lineales mixtos, donde el bloque se incluyó como un factor aleatorio y la distancia de siembra como un factor fijo. Los análisis se realizaron por separado para los datos registrados en ahijamiento, encañado y antesis del cultivo, y para cada una de las campañas. De manera similar se analizó la influencia de la distancia de siembra sobre tres parámetros del rendimiento del cultivo: peso del grano, número de espigas y biomasa total del cultivo en el momento de la cosecha, así como sobre cuatro variables relacionadas con la reproducción de *A. sterilis* registradas en la campaña 2005-2006: el número de adultos reproductivos, de panículas y de espiguillas y el número de espiguillas por planta.

Es frecuente que la relación entre la biomasa reproductiva de un cultivo y su biomasa vegetativa en el momento de la cosecha se ajuste a una relación alométrica, que puede expresarse mediante una ecuación exponencial ($Y = a X^b$). La forma general de analizar este tipo de relaciones exponenciales es transformarlas, mediante el uso de logaritmos, en ecuaciones lineales ($\text{Log} Y = a + bX$). Para determinar si la distancia de siembra condiciona la

pendiente de esta relación se utilizó también un análisis lineal mixto donde el peso del grano se consideró la variable dependiente de la ecuación (Y), y el peso de la parte vegetativa la covariable (X). La distancia de siembra y la interacción de esta variable con la biomasa vegetativa (peso de los tallos) se incluyeron como variables independientes. Si la interacción resulta significativa implica un cambio en la pendiente de la relación “grano-paja”. El bloque se introdujo como un factor aleatorio. Este análisis se realizó únicamente con los datos pertenecientes a la campaña 2005-2006.

El efecto de la distancia de siembra sobre la supervivencia del conjunto de las especies arvenses (*Spv*) se analizó mediante modelos lineales mixtos. Para considerar el efecto de la densidad inicial se introdujo N_t como covariable. También se consideró la riqueza inicial de especies en el marco (S_t ; riqueza de especies arvenses en el estado de ahijamiento del cultivo). El modelo completo incluía estas tres variables, junto con todas las posibles interacciones, como efectos fijos. El bloque se consideró un efecto aleatorio. Para la selección del modelo más parsimonioso se ajustaron todos los posibles modelos incluyendo aquel que sólo contenía el intercepto. Los modelos se ordenaron de acuerdo al criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) y para cada uno se calculó la diferencia en AIC (Δ AICc) con respecto a aquel de menor valor. Los menores valores de AICc indican un mejor ajuste del modelo a los datos y aquellos con un Δ AICc ≤ 2 sugieren un ajuste similar (Burnham y Anderson 2002). Este procedimiento se utilizó también para analizar la supervivencia de las dos especies más abundantes en esa campaña *A. sterilis* y *P. rhoeas* (*SpvAvena* y *SpvPapaver*). Para estas variables respuesta se partió de dos tipos de modelos. El primer tipo incluía la distancia de siembra, la densidad inicial del conjunto de especies arvenses, la riqueza inicial y todas las posibles interacciones. Mientras que el segundo tipo de modelos incluía la densidad inicial de individuos de la misma especie y no la del conjunto de especies arvenses. En todos los casos se ajustaron todos los posibles modelos y se ordenaron en función del criterio de AICc.

Todos los análisis se llevaron a cabo en el entorno de R (R Development Core Team 2011) con funciones pertenecientes a la librería nlme para el ajuste de los modelos (Pinheiro et al. 2012), a la librería MuMIn para la selección de modelos (Barton 2014) y phia (De Rosario-Martinez 2013) y lsmeans (Lenth 2014) para los contrastes post-hoc cuando estos se utilizaron. En todos los casos las asunciones de normalidad y homogeneidad de los residuos se comprobaron gráficamente.

2.3.2. Influencia de las condiciones locales sobre el tamaño y la reproducción de *A. sterilis*

Para determinar si la distancia de *A. sterilis* a la planta de cultivo afectaba a su supervivencia se realizó un test de la t. La relación entre el tamaño (ADT) de los individuos de *A. sterilis* y la distancia mínima al cultivo, la distancia mínima a otra planta arvense y la variable especie vecina (con dos niveles: *A. sterilis* y “otras especies”) se analizó mediante modelos lineales mixtos. El modelo ajustado incluyó como factores fijos estas tres variables, así como la interacción entre distancia mínima a otra planta arvense y especie vecina. El bloque en el que se encontraban las plantas de *A. sterilis* seleccionadas se incluyó como un factor aleatorio. La estima de los parámetros se realizó en todos los casos por métodos de máxima verosimilitud utilizando funciones de la librería nlme (Pinheiro et al. 2012) en el entorno de R (R Development Core Team 2011), y las asunciones de normalidad y homogeneidad de los residuos se comprobaron gráficamente. Para analizar la influencia de estas variables sobre el número de espiguillas producido por aquellos individuos de *A. sterilis* que llegaron a reproducirse se procedió de manera similar. Mientras que para el efecto de estas variables sobre la presencia de panículas (individuos que llegaron a reproducirse frente a individuos que no lo hicieron) se utilizaron modelos generalizados mixtos con una distribución de errores de tipo binomial. En este caso la estima de los parámetros se realizó utilizando funciones de la librería lme4 (Bates et al. 2012) y los p valores se obtuvieron mediante la función aovlmer.fnc de la librería languageR (Baayen 2013). Las relaciones entre la altura y el ADT de *A. sterilis*, la altura de la planta de trigo y de la planta arvense más cercana, así como entre estas variables y el número de espiguillas producidas se analizaron mediante correlaciones de Pearson.

3. Resultados

3.1. Análisis del efecto de la distancia de siembra sobre propiedades del cultivo y de las plantas arvenses

Los resultados de las tres campañas muestran que la variación en la distancia de siembra, dentro de aquellas analizadas en este experimento, no afecta significativamente a la biomasa, cobertura, altura o rendimiento del cultivo, ni a la densidad, la altura o la supervivencia de las arvenses. La biomasa y la reproducción de *A. sterilis* tampoco difirieron entre distancias de siembra, mientras que el patrón de siembra tuvo un cierto efecto sobre

la biomasa de las especies arvenses no sembradas “otras arvenses” (tablas 1 y 2; figuras 1 y 2).

Los valores de estos parámetros variaron entre las campañas analizadas. En el estado de encañado, para el conjunto de las distancias de siembra, la campaña 2004-2005 registró el mayor valor de biomasa del cultivo (504 g/m^2), mientras que en la campaña 2003-2004 sólo se registraron 144 g/m^2 . La biomasa alcanzada por la vegetación arvense en este estado fue de 28 (2003-2004), 52 (2004-2005) y 128 g/m^2 (2005-2006). Esto representó el 16, 9 y 31 % de la biomasa total en este estado en cada una de las campañas. En cuanto al rendimiento en grano del cultivo, en la primera campaña se registró el valor más elevado (5600 kg/ha), mientras que en las otras dos campañas se registraron unos valores más modestos (1720 y 1330 kg/ha , respectivamente). El número de espiguillas de *A. sterilis* producidas en cada campaña también mostró una gran variabilidad con valores de 934 y 145 espiguillas/ m^2 en la primera y segunda campañas respectivamente (datos no mostrados) y 527 espiguillas/ m^2 en la tercera.

En las tres campañas, los valores registrados en los estados de ahijamiento y/o antesis para la biomasa, altura y cobertura del cultivo, y para la densidad, biomasa y altura de las arvenses, mostraron un patrón similar a lo observado en el estado de encañado (resultados no mostrados). A continuación se comentan en detalle los resultados obtenidos para el muestreo realizado en el estado de encañado del cereal.

En la campaña 2003-2004, la siembra aleatoria registró un menor valor de biomasa, cobertura y altura del cultivo que las distancias de 12 y 17 cm (tabla 1). En las campañas 2004-2005 y 2005-2006 no se encontraron diferencias significativas en estas variables entre las distancias de siembra comparadas (tabla 1).

	Campaña	Distancia de siembra				g.l	F	p
		7 cm	12 cm	17 cm	aleatorio			
BIOMASA TRIGO (g/0,25m ²)	2003-2004		38,7 (9,2) ^a	45,9 (12,5) ^a	24,2 (10,9) ^b	2,40	16,4	0,001
	2004-2005	123,9 (21,7)	130,6 (32,9)	123,1 (23,5)		2,40	0,4	0,7
	2005-2006	113,2 (20,4)	105,3 (30,3)	105,7 (15,8)	101,4 (34,9)	3,54	0,59	0,6
ALTURA TRIGO (cm)	2003-2004		52,9 (3,8) ^a	53,9 (4,9) ^a	45,9 (5,5) ^b	2,40	15,5	0,001
	2004-2005	47,5 (2)	48,3 (2,7)	46,1 (3,9)		2,40	2,4	0,1
	2005-2006	53,4 (4,4)	54,4 (7,6)	55,3 (6,9)	56,5 (6,4)	3,54	1,4	0,2
COBERTURA TRIGO (%)	2003-2004		47,1 (10,5) ^a	44,1 (6,6) ^a	31,4 (11,1) ^b	2,40	13,5	<0,001
	2004-2005	32,6 (5,9)	37,4 (8,2)	35 (4,5)		2,40	2,3	0,1
	2005-2006	39,3 (11,9)	37,1 (11,9)	32,4 (7,3)	32,7 (10,2)	3,54	2,03	0,1

Tabla 1. Valores medios (y desviación estándar) de la biomasa, la altura y la cobertura del cultivo en el estado de encañado para las distancias de siembra de 7, 12 y 17 cm y la siembra aleatoria. Los análisis se realizaron por separado para las tres campañas en las que se llevó a cabo el experimento. Se muestra el estadístico F (g.l grados de libertad) y el valor de significación (p) para el factor Distancia de siembra. Cuando $p < 0,05$ las letras diferentes junto a las medias indican diferencias entre las mismas.

La altura de *A. sterilis* y la altura promedio del resto de especies arvenses, no muestra diferencias significativas entre las distancias de siembra en ninguna de las campañas (tabla 2). La siembra aleatoria registró una mayor biomasa del conjunto de arvenses así como una mayor biomasa de *A. sterilis* en la campaña 2003-2004 (tabla 2). En las otras dos campañas no se detectaron diferencias en estas variables entre las distancias de siembra comparadas (tabla 2). Cuando se excluye del análisis la biomasa de *A. sterilis*, los valores de biomasa del resto de las arvenses difieren entre distancias de siembra en todas las campañas. En la primera campaña la siembra aleatoria registró una mayor biomasa que las distancias de 12 y 17 cm (tabla 2). En la campaña 2004-2005 la biomasa registrada en la distancia de 7 cm fue significativamente mayor que la obtenida en las distancias de 12 y 17 cm; por el contrario, en la última campaña la distancia de 7 cm registró la menor biomasa de “otras arvenses” y la siembra aleatoria la mayor (tabla 2). La variación en la distancia de siembra sólo afectó a los valores de densidad de plantas arvenses en la campaña 2004-2005. En esta campaña, la densidad se redujo conforme aumentó la distancia entre líneas de siembra (tabla 2).

	Campaña	Distancia de siembra				g.l	F	p
		7 cm	12 cm	17 cm	aleatorio			
BIOMASA ARVENSES (g/0,25m ²)	2003-2004		4,0 (1,6) ^b	5,2 (3,5) ^b	12,3 (6,6) ^a	2,40	18,2	<0,001
	2004-2005	14,8 (5,9)	11,8 (10,6)	11,8 (7,4)		2,40	0,68	0,5
	2005-2006	43,4 (23,3)	50,8 (22,5)	41,9 (15,8)	55,1 (14,8)	3,54	1,7	0,2
BIOMASA Avena sterilis (g/0,25m ²)	2003-2004		1,6 (1,2) ^b	2,9 (3,2) ^b	8,9 (7,4) ^a	2,40	14,2	<0,001
	2004-2005	5,4 (4,3)	6,7 (7,6)	5,3 (6,7)		2,40	0,22	0,8
	2005-2006	17,8 (17,3)	18,9 (15,1)	10,5 (7,3)	14,5 (8,1)	3,54	1,33	0,27
BIOMASA otras arvenses (g/0,25m ²)	2003-2004		2,4 (1,7) ^b	2,4 (0,9) ^b	4,36 (2,6) ^a	2,40	8,13	0,001
	2004-2005	9,5 (3,1) ^a	5,1 (4,2) ^b	6,5 (3,0) ^b		2,40	6,08	0,01
	2005-2006	25,6 (11,1) ^b	32 (21,4) ^{ab}	31,5 (14,1) ^{ab}	40,6 (16,2) ^a	3,54	2,82	0,047
ALTURA Avena sterilis (cm)	2003-2004		34,9 (12,6)	39,3 (17,7)	40,5 (10,3)	2,34	2,42	0,1
	2004-2005	32,9 (12,5)	26,4 (10,6)	32,5 (12,1)		2,40	2,5	0,2
	2005-2006	47,1 (15,6)	42 (13,8)	39,4 (12,9)	40 (16,7)	3,54	0,85	0,5
ALTURA MEDIA otras arvenses (cm)	2003-2004		16,1 (4,6)	20,9 (7,4)	18,6 (4,4)	2,40	2,7	0,08
	2004-2005	11,1 (5,3)	8,6 (3,4)	8,4 (5,2)		2,40	2,5	0,1
	2005-2006	14,2 (3,9)	14,1 (3,1)	14,5 (4,8)	15,1 (2,5)	3,54	0,26	0,9
DENSIDAD ARVENSES (plantas/0,25 m ²)	2003-2004		4,3 (1,5)	4,2 (0,8)	4,9 (1,2)	2,40	1,6	0,2
	2004-2005	63,9 (22,8) ^a	42,6 (26,5) ^b	39,3 (12,2) ^b		2,40	6,1	0,01
	2005-2006	138,9 (26,9)	131,9 (32,8)	143,3 (34,5)	140,5 (37,2)	3,54	0,34	0,79

Tabla 2. Valores medios (y desviación estándar) de la biomasa, la altura y la densidad de las especies arvenses en el estado de encañado del cultivo para las distancias de siembra de 7, 12 y 17 cm y la siembra aleatoria. Los análisis se realizaron por separado para las tres campañas en las que se llevó a cabo el experimento. Se muestra el estadístico F (g.l grados de libertad) y el valor de significación (p) para el factor Distancia de siembra. Cuando $p < 0,05$ las letras diferentes junto a las medias indican diferencias entre las mismas.

En la campaña 2003-2004 el número de espigas y la biomasa total del cultivo en cosecha fueron significativamente menores en la siembra “a voleo” que en las distancias de 12 y 17 cm (espigas: $F_{2,29}=28,7$ $p < 0,001$; biomasa total: $F_{2,31}=18,5$ $p < 0,001$; figura 1), mientras que el peso del grano fue significativamente mayor en la distancia de 17 cm, la siembra “a voleo” presentó el menor valor y la distancia de 12 cm unos valores intermedios ($F_{2,29}=21,3$ $p < 0,001$; figura 1). En las campañas 2004-2005 y 2005-2006 se contó con datos de producción del cultivo en presencia y en ausencia de plantas arvenses. En ambas campañas los marcos con presencia de especies arvenses mostraron unos valores menores para los parámetros analizados.

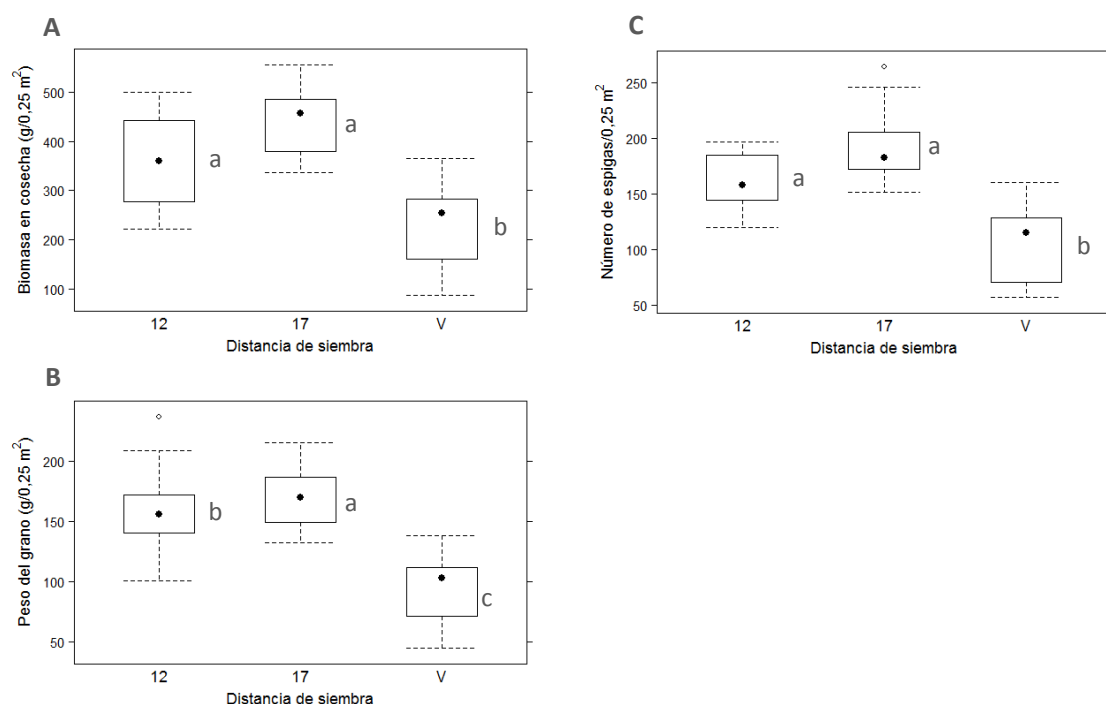


Figura 1. Diagramas de cajas que muestran las diferencias en tres parámetros del rendimiento del cultivo (A) biomasa total, (B) peso del grano y (C) número de espigas, entre distancias de siembra (12 y 17 cm, V, siembra aleatoria) en la campaña 2003-2004. Las letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$) según test de Tukey HSD para las medias. La caja representa el rango intercuartílico (RIC), el punto central muestra la mediana, los bigotes muestran la localización de los puntos más extremos dentro de 1,5 veces el RIC y los círculos fuera de estos señalan valores atípicos.

En la campaña 2004-2005 los tres parámetros del rendimiento del cultivo analizados mostraron una interacción entre la distancia de siembra y la presencia de plantas arvenses (biomasa total: $F_{2,64}=5,34$ $p=0,01$; peso grano: $F_{2,64}=6,12$ $p=0,004$; espigas: $F_{2,64}=4,6$ $p=0,02$), mientras que en la siguiente campaña esto sólo ocurrió para el peso del grano ($F_{3,85}=2,9$ $p=0,04$; figura 2). En la campaña 2004-2005, en presencia de vegetación arvense, el peso del grano fue un 27 % inferior en la distancia de 7 cm, pero se incrementó ligeramente en las distancias de 12 cm (9%) y de 17 cm (2%). Mientras que en la campaña 2005-2006 la presencia de vegetación arvense disminuyó un 18 (7 cm), 31 (17 cm) y 28% (siembra “a voleo”) el peso del grano del cultivo y no tuvo un efecto en la distancia de 12 cm.

En la campaña 2004-2005, en ausencia de arvenses, los valores de los tres parámetros varían significativamente con las distancias de siembra. En este caso, el mayor valor se obtuvo en la distancia de 7 cm para los tres parámetros analizados. En presencia de plantas arvenses, los valores de los tres parámetros del rendimiento no difieren entre distancias de siembra (figura 2). En la campaña 2005-2006, el rendimiento del cultivo (peso del grano,

número de espigas y biomasa total del cultivo en la cosecha) tiende a aumentar conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra (figura 2).

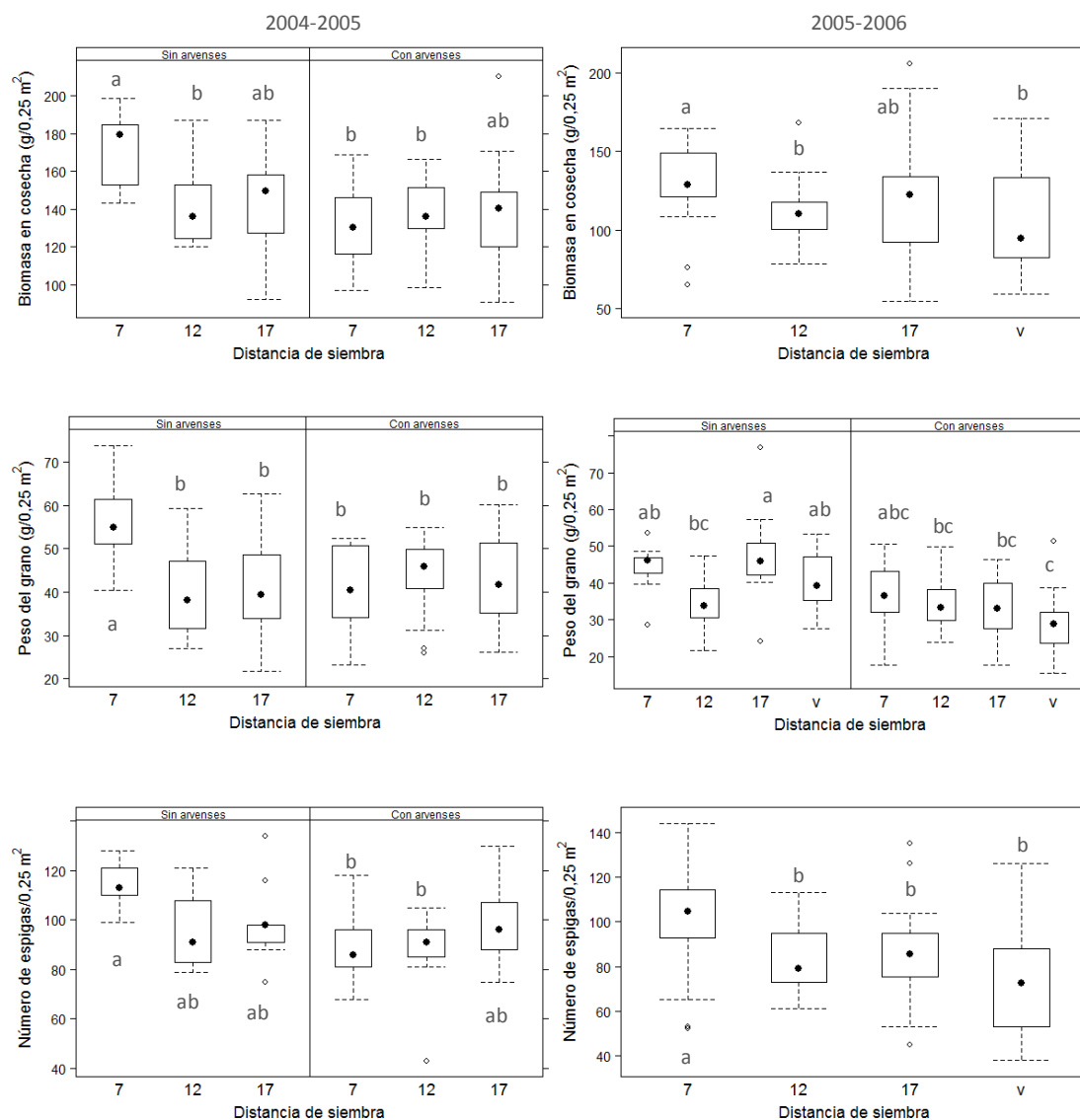


Figura 2. Diagramas de cajas que muestran las diferencias en tres parámetros del rendimiento del cultivo (biomasa total, peso del grano y número de espigas) entre distancias de siembra (7,12 y 17 cm, V siembra aleatoria) en las campañas 2004-2005 y 2005-2006. Las letras diferentes indican diferencias significativas en las medias ($p < 0,05$) según test de Tukey HSD.

El número de espigas en la distancia de 7 cm fue significativamente mayor que en el resto de las distancias de siembra (tabla 2). Los valores de biomasa total fueron significativamente mayores en la distancia de 7 cm que en la distancia de 12 cm o en la siembra aleatoria, mientras que la distancia de 17 cm presentó valores intermedios. En

cuanto al peso del grano, existe una interacción entre la distancia de siembra y la presencia de plantas arvenses. En presencia de vegetación arvense el peso del grano no varía entre distancias de siembra, en ausencia de vegetación arvense, la distancia de 17 cm registra un valor significativamente mayor que la distancia de 12 cm (figura 2).

El resultado del análisis de regresión muestra que la localización de recursos hacia la formación del grano en el cultivo sigue una trayectoria alométrica relativamente fija que no se ve alterada por la distancia de siembra (Distancia de siembra: $F_{3,50}=0,38$ $p=0,8$; $\text{Log}(\text{Peso tallos}) \times \text{Distancia de siembra}$: $F_{3,50}=2,4$ $p=0,08$). El modelo final para explicar el peso del grano se muestra en la figura 3, e incluye sólo el peso de los tallos como variable independiente ($\log \text{Peso tallos}$: $F_{1,56}=37$ $p<0,001$; $\text{Log}(\text{Peso grano}) = 0,61 (\pm 0,47) + 0,66 (\pm 0,11) \log \text{Peso tallos}$. $R^2=0,39$).

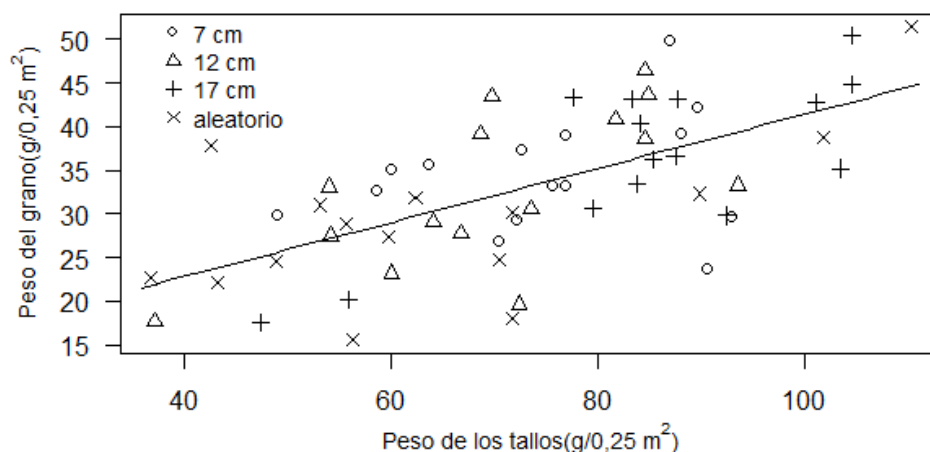


Figura 3. Relación entre el peso del grano del trigo y la biomasa de sus tallos. Los símbolos indican las diferentes distancias de siembra. La línea muestra la ecuación común para todas ellas.

La reproducción de *A. sterilis* tampoco se vio afectada por la distancia de siembra. Los análisis realizados no mostraron diferencias entre distancias de siembra respecto al número de plantas de *A. sterilis* que llegaron a reproducirse ni respecto a los parámetros reproductivos analizados para esta especie (Figura 4).

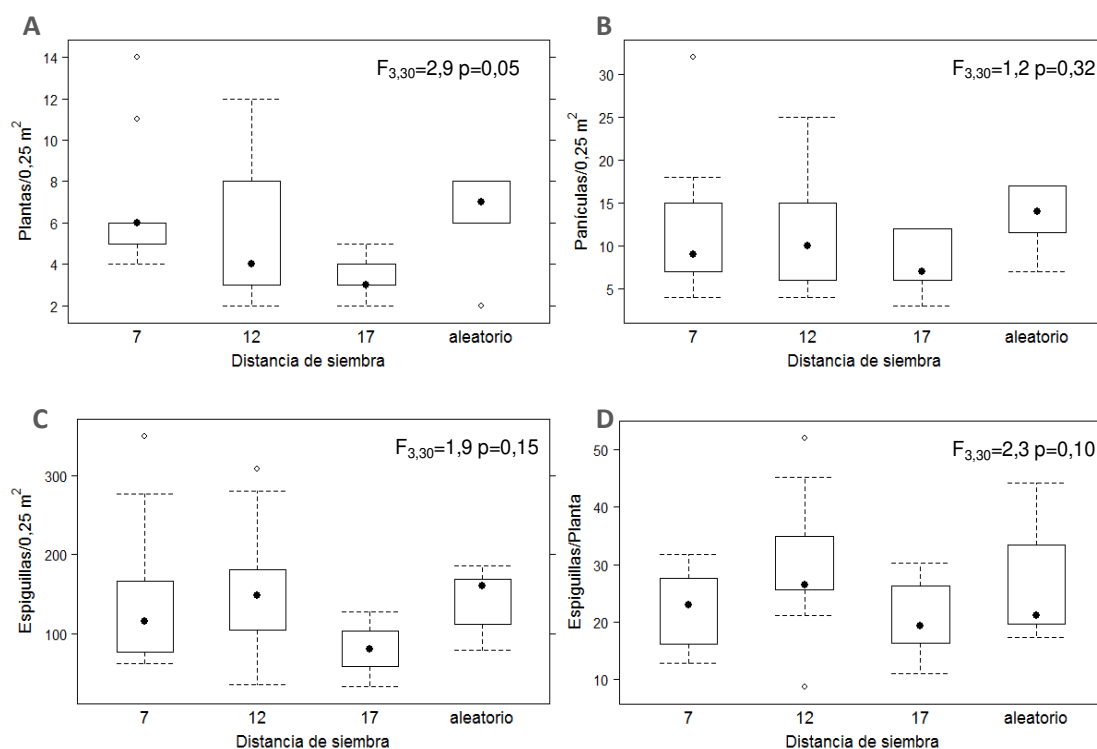


Figura 4. Diagramas de cajas que muestran (A) el número de plantas, y diversos parámetros reproductivos de *Avena sterilis*: (B) el número de panículas, (C) el número de espiguillas y (D) el número de espiguillas por planta en el momento inmediatamente anterior a la cosecha del cultivo en la campaña 2005-2006 para las distancias de siembra de 7, 12 y 17 cm y la siembra aleatoria. Se muestra el estadístico F y el nivel de significación para el factor distancia de siembra para cada una de las variables analizadas.

La supervivencia del conjunto de las especies arvenses en la campaña 2004-2005 fue menor en los marcos donde la densidad inicial (N_t) de arvenses era más elevada y no varió entre distancias de siembra ($Spv = 0.22 - 0.001 N_t$; $R^2=0.29$; figura 5 A). Entre los modelos analizados, el de menor AICc fue aquel que sólo incluía la densidad inicial de las arvenses presentando el resto de los modelos un $\Delta AICc > 2$. La riqueza inicial de especies arvenses (S) en los marcos de muestreo varió entre una y ocho especies, pero tampoco influyó en la supervivencia de estas.

En el caso de *A. sterilis* y *P. rhoeas*, las dos especies más abundantes en esa campaña, la supervivencia disminuyó conforme aumentó la densidad inicial de plantas, especialmente la densidad de individuos de la misma especie. En el caso de *A. sterilis* al considerar en los análisis la densidad del conjunto de arvenses, el mejor modelo para describir la supervivencia fue aquel que sólo incluía el intercepto, aunque otros dos modelos tuvieron un AICc similar, aquel que incluyó sólo la distancia de siembra ($\Delta AICc=1.59$) y el que incluía la

riqueza inicial ($\Delta AICc=1,95$). Sin embargo, cuando sólo tuvimos en cuenta la densidad de *A. sterilis* el mejor modelo fue aquel que sólo incluía la densidad inicial de esta especie ($SpvAvena= 1,57 - 0,09 N_t Avena$; $R^2=0,26$).

En el caso de *P. rhoeas* los modelos analizados teniendo en cuenta la densidad de especies arvenses en conjunto o sólo la densidad de *P. rhoeas* dan lugar a resultados similares. En ambos casos, el mejor modelo es aquel que incluye la densidad inicial, de todas las especies y solo de *P. rhoeas* respectivamente, y la interacción con la riqueza de especies inicial (considerando la densidad de todas las especies: $SpvPapaver= 0,27 - 0,002 N_t - 0,004 S_t + 0,003 N_t \times S_t$; $R^2=0,29$ y considerando sólo la densidad de *P. rhoeas*: $SpvPapaver= 0,27 - 0,002 N_t Papaver - 0,004 S_t + 0,003 N_t Papaver \times S_t$; $R^2=0,28$). En los dos casos, la supervivencia se reduce al aumentar la densidad de individuos. El efecto de la riqueza de especies es dependiente de la densidad inicial. Así, conforme aumenta la densidad inicial, la supervivencia de *P. rhoeas* se ve favorecida por una mayor riqueza de especies en el marco. En el estado de ahijamiento se registraron 12 especies en el conjunto de los marcos muestreados (todas las distancias de siembra), mientras que en el estado de antesis se registraron 13 especies. Tres de las especies presentes en el estado de ahijamiento no se encontraron en el muestreo posterior. Dos de ellas, *Veronica hederifolia* L. y *Lamium amplexicaule* L. concluyeron su ciclo vegetativo antes del estado de antesis del cultivo (observación personal). En el estado de antesis se registraron cuatro especies nuevas: *Convolvulus arvensis* L., *Hordeum murinum* L., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert y *Lolium rigidum* Gaudin.

En este estudio no marcamos cada uno de los individuos presentes en los marcos en el primer muestreo, por tanto hay que tener en cuenta que el número final de individuos corresponderá a aquellos que han sobrevivido, más aquellos que pudieron germinar después del primer muestreo. Por ejemplo, el modelo que explica la supervivencia de *A. sterilis* en función de la densidad inicial de esta especie muestra un intercepto mayor que uno. Esto sugiere que en algunos marcos existió una germinación posterior a la fecha del muestreo, lo que obliga a una interpretación cautelosa de estos resultados.

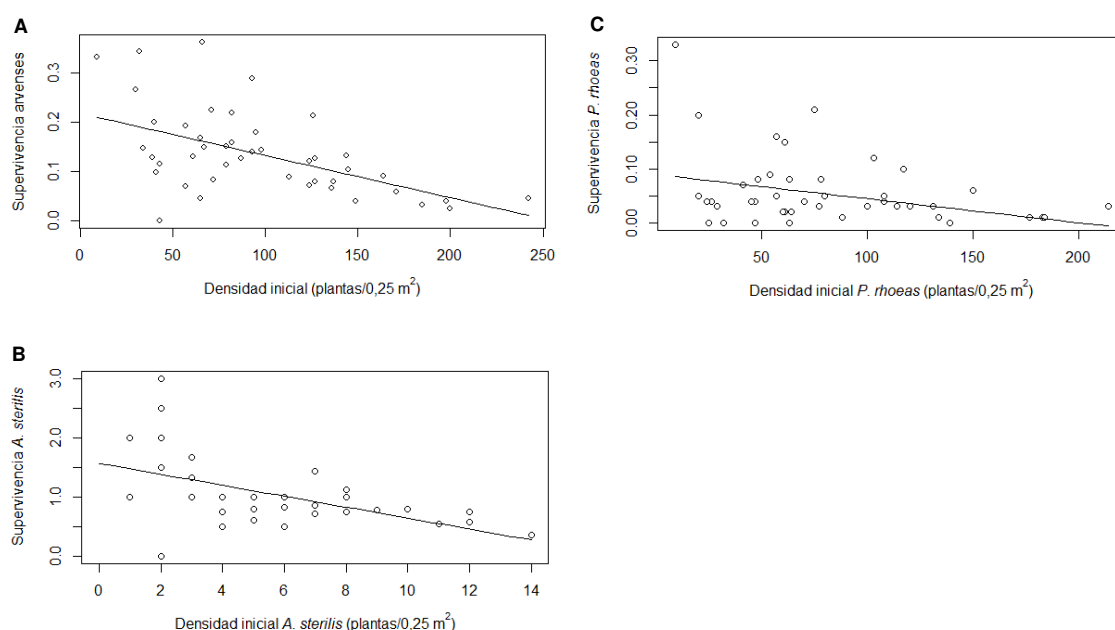


Figura 5. Relación entre la supervivencia del (A) conjunto de plantas arvenses (B) *Avena sterilis* (C) *Papaver rhoeas* y la densidad de plantas arvenses en el estado de ahijamiento del cultivo (A) y la densidad de individuos de la misma especie en ese estado (B y C). En todos los casos las líneas muestran el ajuste del modelo.

3.2. Influencia de las condiciones locales sobre el tamaño y la reproducción de *A. sterilis*

En la campaña de estudio llovió poco (248 mm frente a 445 mm de media en las campañas comprendidas entre 1985 a 2008 en la misma localidad), lo que pudo condicionar que varios de los individuos no consiguieran formar estructuras reproductivas o que un 11% (20 individuos) murieran antes del momento en el que se registró la reproducción. La distancia a la línea de cereal más próxima no condicionó la supervivencia de los individuos (Distancia media a la línea de cereal: Individuos vivos= 4,34 cm; Individuos muertos= 4,52 cm. t -valor= 0,41; $P=0,68$).

P. rhoeas y *A. sterilis* fueron las especies arvenses que aparecieron con más frecuencia como vecinas de los individuos de *A. sterilis* (63% y 23% de las ocasiones respectivamente). Otras siete especies lo fueron en menor medida (14%). La altura de las plantas de *A. sterilis* vecinas fue significativamente mayor que la del resto de especies (*A. sterilis* = $33,7 \pm 7,8$ cm; Otras especies= $7,9 \pm 5,5$ cm; $t_{157}=22,25$ $P<0,001$). A su vez, la altura de los individuos de *A. sterilis* fue significativamente menor a la del cultivo (*A. sterilis* = $37,7 \pm 6,6$ cm; Trigo= $40,1 \pm 3,8$; $t_{324}= 4,1$ $P<0,001$). La distancia de los individuos seleccionados al vecino arvense más próximo fue menor que la distancia a la planta de cultivo más próxima (Distancia al vecino arvense= $2,7 \pm 1,9$ cm; Distancia al trigo= $4,3 \pm 1,8$ cm $t_{324}=-7,87$ $P<0,001$). En 21 de las

ocasiones la distancia al vecino arvense fue mayor que la distancia al trigo. Cuando los análisis se realizaron tomando como distancia al vecino arvense la distancia mínima, ya sea al cultivo o a una planta arvense, los resultados del análisis fueron los mismos.

La altura de los individuos de *A. sterilis* se correlacionó positivamente con la altura de la planta de trigo más cercana, aunque no con la altura del vecino arvense (figura 6). El número de espiguillas de *A. sterilis* producidas se correlacionó positivamente con el tamaño de las plantas (ADT; figura 6).

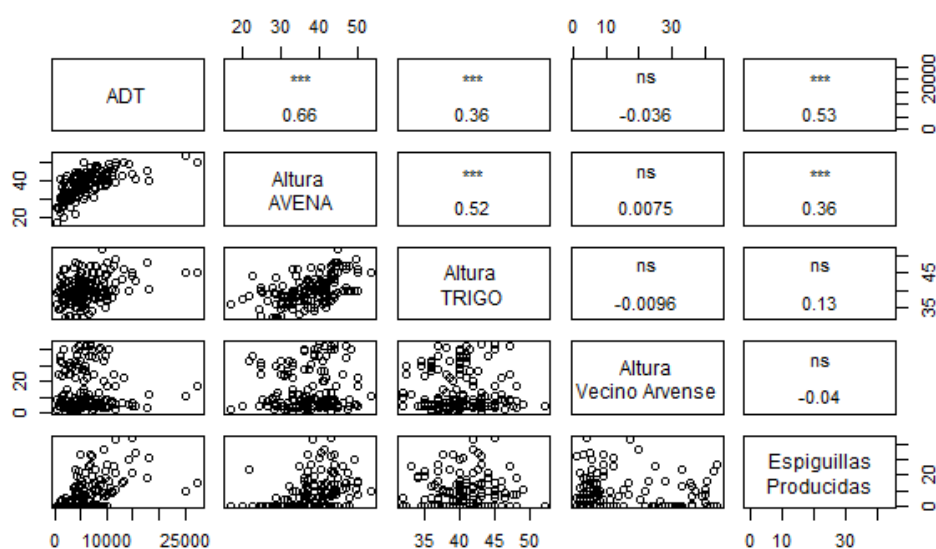


Figura 6. Relación entre el tamaño (ADT), la altura y el número de espiguillas producidas por los individuos de *A. sterilis* (AVENA) y la altura de la planta de trigo y de la planta arvense más cercana. Los paneles superiores muestran el estadístico de Pearson (r) y el nivel de significación (ns, $p > 0,05$; ***, $p < 0,001$).

De acuerdo a los resultados, las condiciones locales no parecen condicionar el tamaño (ADT), ni el número de espiguillas producido por los individuos de *A. sterilis* (tablas 3 y 4, figura 7). Ninguna de las variables analizadas (distancia a la planta de trigo y a la planta arvense más cercana, y especie a la que esta pertenece) fueron estadísticamente significativas en los modelos ajustados.

	F_{1,154}	p
Distancia Trigo	0,23	0,63
Distancia Vecino Arvense	0,68	0,41
Especie Arvense Vecina	2,51	0,12
Distancia Arvense x Especie Arvense	0,16	0,69

Tabla 3. Efecto de las condiciones locales sobre el tamaño (ADT) de los individuos de *A. sterilis*. Se muestra el estadístico F, los grados de libertad del modelo y el valor de significación (p) para los factores analizados: distancia al cultivo, distancia al vecino arvense, especie arvense vecina (*A. sterilis* u otra) y la interacción entre estas dos últimas variables.

	F_{1,74}	p
Distancia Trigo	0,1	0,76
Distancia Vecino Arvense	0,01	0,91
Especie Arvense Vecina	1,04	0,31
Distancia Arvense x Especie Arvense	0,004	0,95

Tabla 4. Efecto de las condiciones locales sobre el número de espiguillas producido por los individuos de *A. sterilis*. Se muestra el estadístico F, los grados de libertad del modelo y el valor de significación (p) para los factores analizados: distancia al cultivo, distancia al vecino arvense, especie arvense vecina (*A. sterilis* u otra) y la interacción entre estas dos últimas variables.

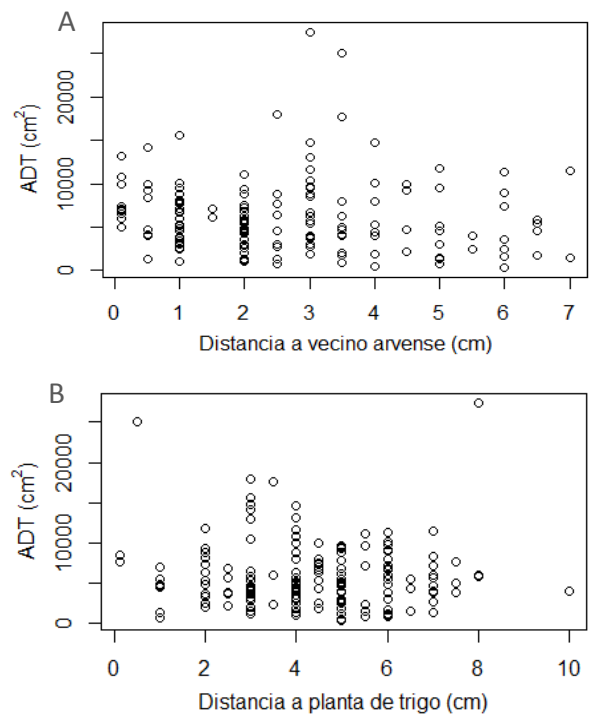


Figura 7. Tamaño (ADT) de los individuos de *A. sterilis* frente a la distancia al vecino arvense (A) o a la planta de trigo más próxima (B). En ambos paneles se observa la ausencia de una relación entre ambas variables.

Por el contrario, la probabilidad de que los individuos seleccionados llegaran a reproducirse frente a no hacerlo (*odd ratio*) fue ligeramente superior conforme se incrementó la distancia a la planta de cereal más cercana (*odd ratio*=0,8; tabla 5).

	F_{1,156}	p
Distancia Trigo	5.77	0.02
Distancia Vecino Arvense	1.5	0.22
Especie Arvense Vecina	1.01	0.32
Distancia Arvense x Especie Arvense	0.64	0.42

Tabla 5. Efecto de las condiciones locales sobre la probabilidad de que los individuos de *A. sterilis* seleccionados llegaran a reproducirse frente a que no lo hiciesen. Se muestra el estadístico F, los grados de libertad del modelo y el valor de significación (p) para los factores analizados: distancia al cultivo, distancia al vecino arvense, especie arvense vecina (*A. sterilis* u otra) y la interacción entre estas dos últimas variables.

4. Discusión

Nuestros resultados no permiten confirmar la hipótesis de una respuesta favorable del rendimiento del cultivo en distancias cortas de siembra, frente a distancias mayores o una siembra aleatoria. Sin embargo, los resultados permiten observar un mayor rendimiento del cultivo y una menor biomasa de plantas arvenses, en patrones de siembra en líneas frente a una siembra aleatoria.

La distancia a la planta de cultivo y al vecino arvense más cercano, o la identidad de este, no parecen condicionar ni el tamaño ni el número de espiguillas producido por los individuos de *A. sterilis*. Sin embargo, la probabilidad de reproducirse, frente a no hacerlo, se incrementó ligeramente conforme los individuos de *A. sterilis* se alejaban del individuo de cultivo más próximo.

4.1. Análisis del efecto de la distancia de siembra sobre propiedades del cultivo y de las plantas arvenses

En general, nuestros resultados no muestran respuestas significativas de la biomasa y el rendimiento del cultivo, ni de la biomasa del conjunto de las arvenses, frente a la distancia de las líneas de siembra. No obstante, los resultados muestran una cierta ventaja de sembrar en líneas a hacerlo de manera aleatoria, aunque esto varía según la campaña analizada. Cuando se consideró la biomasa de las especies arvenses, excluyendo la de *A. sterilis*, los resultados mostraron una tendencia similar, aunque en una de las campañas

(2004-2005), la distancia entre líneas de 7 cm registró valores superiores de esta variable frente a distancias de 12 o 17 cm. La reproducción de *A. sterilis* y la supervivencia del conjunto de las especies arvenses, y de *A. sterilis* y *P. rhoeas* en particular, no estuvo influida por el patrón de siembra.

Los resultados de este experimento, en condiciones de agricultura ecológica y en las condiciones climáticas del centro de la Península Ibérica, parecen estar en concordancia con otros trabajos que muestran resultados inconsistentes en cuanto al efecto que el patrón de siembra tiene sobre el rendimiento del cereal (trigo y maíz principalmente), y sobre el crecimiento de las plantas arvenses acompañantes (Mohler 2001, Olsen *et al.* 2005b, Kolb *et al.* 2012, Benaragama y Shirtliffe 2013). De forma general, se observa que aquellos estudios que comparan distancias de siembra muy pequeñas con distancias muy grandes encuentran diferencias en el rendimiento del cultivo y/o en el desarrollo de las plantas arvenses (Vander Vorst *et al.* 1983, Teich *et al.* 1993, Justice *et al.* 1994, Hashem *et al.* 1998, Mertens *et al.* 2002, Chen *et al.* 2008, Drews *et al.* 2009, Paynter 2010, Lafond *et al.* 2013). Lo mismo sucede con aquellos que comparan un patrón completamente uniforme con una siembra en líneas (Weiner *et al.* 2001, Olsen *et al.* 2005a, Olsen *et al.* 2005b). Sin embargo, los resultados difieren cuando se comparan rangos más pequeños en las distancias de siembra (Koscelny *et al.* 1991, Champion *et al.* 1998, Chen *et al.* 2008, Ali *et al.* 2013) o cuando se compara la siembra aleatoria con otros tipo de patrones no aleatorios (Olsen *et al.* 2005b, Olsen *et al.* 2012).

Aunque en nuestro experimento y en otros trabajos (Medd *et al.* 1985, Hashem *et al.* 1998, Drews *et al.* 2009, Kolb *et al.* 2012) las distancias entre líneas de siembra comparadas son cortas, puede considerarse que el espacio disponible para cada individuo de cultivo difiere bastante entre ellas. Así, el cociente teórico (a/b) entre la distancia entre los individuos dentro de la línea (a) y entre líneas (b) es igual a 0,8 en la distancia de 7 cm y 2,34 y 4,7 en las distancias de 12 y 17 cm respectivamente. Sin embargo, esto no se traduce en diferencias significativas en el rendimiento. Una posible explicación para la ausencia de diferencias es que la plasticidad en el crecimiento del cultivo compense la geometría de la plantación. Esto puede ser debido al hecho de que el espacio ocupado por una planta no está totalmente determinado por su punto de emergencia en el suelo (Regnier y Bakelana 1995, Schwinning y Weiner 1998, Mohler 2001). Las plantas pueden dirigir el crecimiento de sus tallos y hojas lejos de zonas donde el área foliar es elevada, de forma que la distribución del índice de área foliar (LAI) puede ser más uniforme que el patrón de siembra (Girardin y Tollenaar

1994, Maddonni *et al.* 2001). Algunos autores han señalado que la plasticidad en el crecimiento del cultivo sólo es capaz de compensar la rectangularidad (un valor elevado de a/b) del patrón de siembra, en ausencia de plantas arvenses (Olsen *et al.* 2005b). Sin embargo, en nuestro experimento este podría ser uno de los mecanismos que estuvieran operando.

En relación a las diferencias en el rendimiento del cultivo entre un patrón en líneas y una siembra aleatoria, podría pensarse que en la siembra aleatoria la variabilidad en el tamaño entre las plantas del cultivo sería mayor que en otro tipo de patrones, ya que la competencia entre individuos del cultivo comenzaría inmediatamente para algunos de ellos, mientras que otros crecerían sin competencia por un tiempo relativamente largo (Weiner *et al.* 2001). Esto podría dar lugar a rendimientos reducidos y menos estables. Esto parece haber sucedido en nuestro trabajo en la campaña 2003-2004, donde la siembra “a voleo” presentó menor biomasa del cultivo a lo largo de su desarrollo y un menor rendimiento final. Las diferencias no fueron tan acusadas en la campaña 2005-2006, donde sólo se observó una tendencia. En otros trabajos similares (Olsen *et al.* 2005b, Olsen *et al.* 2012) tampoco se encontraron diferencias en el rendimiento del cultivo entre un patrón de siembra “a voleo” y otro en líneas, lo que sugiere que también en el patrón aleatorio la plasticidad en el crecimiento del cultivo (por ejemplo produciendo más tallos en aquellas zonas con menor densidad de plantas) puede compensar el menor rendimiento de aquellos individuos rodeados de muchos otros.

El patrón observado para las variables productivas del cultivo es similar al encontrado para la biomasa de las especies arvenses. Los efectos de la competencia entre los cultivos y las arvenses son más pronunciados al inicio del establecimiento del cultivo (Fernández Quintanilla y García 1991). La posible ventaja de un patrón espacial más uniforme, que en nuestro caso estaba representado por las distancias de siembra más reducidas, depende del momento en el que se produce la interacción entre las plantas arvenses y el cultivo, así como en la asunción de que el principal recurso limitante es la luz. Específicamente, la ventaja de una reducción en la distancia entre líneas de siembra se sostiene en la posibilidad de cierta asimetría en la competencia, de forma que la diferencia inicial entre el cultivo y las especies arvenses pueda mantenerse e incluso incrementarse a lo largo de la campaña. Cuanto más uniforme es el patrón de siembra, mayor es la probabilidad de que una planta del cultivo interaccione con una arvense. Si el cultivo ha emergido antes que las especies arvenses, y estas tienen un tamaño de semilla menor, existirá una diferencia entre el tamaño del cultivo y el de las especies arvenses que conferirá cierta ventaja al cultivo en la

interacción. Los casos en los que las distancias pequeñas entre líneas de siembra no consiguen reducir la biomasa de las especies arvenses más que otras distancias, sugieren que cuando la interacción cereal-arvense se ha producido, el tamaño del cultivo no superaba el de las plantas arvenses. En el caso de *A. sterilis* podría deberse a que sembramos esta especie dos días antes que el cultivo, y a que presenta un tamaño de semilla y una morfología similar a la del cultivo, y una tasa de crecimiento inicial mayor que la de este (Thurston 1951). En estos casos la ventaja del cultivo se reduce y entonces es posible que las distancias cercanas incluso favorezcan el crecimiento de las plantas arvenses, ya que en estos casos las arvenses interaccionarán antes con el cultivo. Algo similar puede haber sucedido en otros estudios en los que la vegetación arvense natural fue eliminada y se sembró una gramínea como arvense modelo (*Lolium rigidum* Medd et al. 1985, *Bromus secalinus* Koscelny et al. 1991, *Lolium multiflorum* Justice et al. 1994, *Avena fatua* Regnier y Bakelana 1995). El tamaño de la semilla de estas especies también es parecido a la del trigo, y en algunos de estos trabajos se indica que la emergencia de la arvense modelo fue previa a la del cultivo. Paralelamente a la importancia del momento de emergencia de las arvenses respecto al del cultivo, el efecto del patrón de siembra sobre el crecimiento de las plantas arvenses puede ser función de la naturaleza de estas (Mickelson y Renner 1997, Weiner et al. 2001, Olsen et al. 2005a, Olsen et al. 2005b, Olsen et al. 2006). Así, especies con rizoma o trepadoras pueden tener un tamaño inicial superior al del cultivo o evitar su sombra apoyándose sobre él (Drews et al. 2009). En nuestro experimento, entre la vegetación arvense espontánea (“otras arvenses”) compuesta únicamente por dicotiledóneas, *C. draba*, una especie rizomatosa, y *G. tricornutum*, con tallos trepadores, presentan atributos que les pueden haber conferido cierta independencia frente al patrón de siembra. El resto de las especies de la vegetación espontánea podría haber sido susceptible al patrón de siembra. El caso de *A. sterilis* es particular puesto que es una especie que presenta una morfología y una forma de crecimiento que se asemeja a la del cultivo, lo que también puede haber concedido a esta especie cierta independencia del patrón de siembra. De hecho, encontramos una mayor repuesta a este tratamiento por parte de la vegetación arvense espontánea que en el caso de *A. sterilis*. Cuando se considera en conjunto a todas las especies arvenses (*A. sterilis* + “otras arvenses”) los resultados no muestran un efecto del tratamiento consistente entre campañas, lo que evidencia el efecto de *A. sterilis*. La ventaja de un determinado patrón espacial también podría estar supeditada a las condiciones ambientales. En nuestro experimento, las

condiciones meteorológicas fueron contrastadas entre las tres campañas. La última campaña (2005-2006) presentó precipitaciones cercanas a la media de un periodo elegido como referencia, 1985-2008, la primera campaña (2003-2004) fue muy húmeda, con 588 mm de precipitación total, y en la segunda campaña (2004-2005) las precipitaciones fueron reducidas, con tan sólo 228 mm. Otros estudios han encontrado que con precipitaciones escasas, el efecto del patrón espacial es reducido (Olsen *et al.* 2012). En este estudio cuando consideramos todas las arvenses (*A. sterilis* + vegetación espontánea), no existió un efecto del tratamiento en la campaña de menores precipitaciones, ni en la tercera campaña. Los resultados cuando se consideran las “otras arvenses” muestran que, en general, la siembra aleatoria registra mayores valores de biomasa que la siembra en líneas. Sin embargo, el efecto de la reducción de la distancia entre líneas de siembra es diferente entre campañas: la distancia de siembra más corta (7 cm) registra la menor biomasa en la campaña 2005-2006 y los valores más altos en la 2004-2005.

La variación de las condiciones meteorológicas se tradujo en diferencias en los parámetros del cultivo y de la vegetación arvense y en cierta variabilidad en la proporción de biomasa arvense en relación a la biomasa total. A este respecto, la disponibilidad de agua podría estar afectando más a las plantas arvenses que al cultivo (Olsen *et al.* 2012), y en la campaña 2004-2005 el porcentaje de biomasa total alcanzado por las arvenses fue menor que en cualquiera de las otras campañas (9% frente a 20 y 31 % en 2003-2004 y 2005-2006 respectivamente).

En la campaña 2004-2005, el patrón espacial tampoco tuvo un efecto significativo sobre la reproducción de *A. sterilis*, ni sobre la supervivencia de las especies arvenses. Sin embargo, la densidad inicial de plantas arvenses explicó un 29% de la variabilidad encontrada en la supervivencia de estas. Al analizar por separado la supervivencia de las dos especies arvenses más abundantes esa campaña, *P. rhoeas* y *A. sterilis*, los resultados sugieren que la competencia intraespecífica es la que más contribuye a la reducción en la supervivencia en ambas especies. Esto podría entenderse por la existencia de una relación entre los caracteres de dispersión, que dan lugar a los patrones espaciales, y los relacionados con la habilidad competitiva (Semchenko *et al.* 2013). Así, en especies propias de pastizales parece existir una relación negativa entre la capacidad de dispersión y la habilidad en la competencia con individuos de la misma especie. De esta forma, las especies que exhiben mayores distancias de dispersión, y presentan una agregación menor, suelen mantener un mayor crecimiento cuando se encuentran en presencia de individuos pertenecientes a otras especies, respecto a aquellas que presentan patrones agregados y tienen una capacidad de

dispersión menor (Schamp y Aarssen 2013, Semchenko et al. 2013). En nuestro caso, tanto *P. rhoeas* como *A. sterilis* son dos especies bastante competitivas en los cultivos de cereal (Storkey 2006) y con tamaños de semilla muy diferentes (Royal Botanic Gardens Kew 2008). En relación a su capacidad de dispersión natural, aunque esta interactúa con la dispersión originada por aperos de labranza, ambas muestran una distribución agregada como la mayoría de las especies arvenses. La agregación de *P. rhoeas* aparece en parches que pueden superar los 0,5 m de diámetro (Dessaint et al. 1991), mientras que *A. sterilis* tiene una distancia máxima de dispersión natural cercana a 1,5 m (Barroso et al. 2006). Sin embargo, en ambos casos fue la presencia de individuos de la misma especie y no la de otras especies arvenses la que determinó su supervivencia. En el caso de *P. rhoeas* podría argumentarse que, en el estudio, el número de individuos de otras especies representó siempre una fracción reducida de los vecinos. Sin embargo, en este caso la interacción entre la riqueza de especies y la densidad sugiere que ante densidades elevadas, la presencia de individuos de otras especies aumenta la supervivencia de *P. rhoeas*.

4.2. Influencia de las condiciones locales sobre el tamaño y la reproducción de *A. sterilis*

En este trabajo, la supervivencia y el tamaño de los individuos de *A. sterilis* no estuvieron condicionados por su distancia a la planta del cultivo más cercana. Cuando en la misma campaña comparamos la emergencia de especies arvenses entre el conjunto de las parcelas cultivadas y el conjunto de las parcelas control (aquellas en las que no se sembró el cultivo) observamos una emergencia similar tanto de *A. sterilis* como de otras especies arvenses (resultados no mostrados). Sin embargo, al comparar la densidad de plantas arvenses en el estado de encañado del cultivo entre ambos tipos de parcelas, se observó que la presencia del cultivo redujo en un 50% la densidad de *A. sterilis*. En el ensayo aquí discutido la distancia al individuo de trigo más cercano indica la situación de la planta de *A. sterilis* en el espacio entre dos líneas del cultivo. En conjunto ambos tipos de resultados indican que aunque en nuestro experimento el cultivo tuvo un efecto reductor de la supervivencia de *A. sterilis*, este efecto fue independiente de la localización exacta de los individuos con respecto al cultivo. Esto podría explicarse asumiendo que el ambiente creado por el cultivo fuese similar en todo el espacio entre líneas de siembra, y por tanto, la posición de los individuos de *A. sterilis* en este espacio no determinase la variabilidad en su tamaño o supervivencia. Tanto Mertens (2002), en un experimento similar en el que seleccionó individuos de *Polygonum convolvulus* L., *Polygonum persicaria* L. y *Stellaria media* (L.) Vill, como Von

Wettberg y Weiner (2004), utilizando individuos de *Veronica persica* Poir., no observaron diferencias en la supervivencia de estas especies en relación a su distancia a la planta de cultivo más cercana. Sin embargo, en ambos trabajos la biomasa de los individuos seleccionados se incrementó conforme su posición se alejó del cultivo, aunque en todos los casos esta relación explicaba una fracción reducida de la variabilidad individual en el tamaño. Mertens (2002) y Von Wettberg y Weiner (2004) subrayan que en sus experimentos el principal factor de competencia fue la luz. Cuando el cultivo supera en altura a las plantas arvenses, la localización exacta de estas en el espacio entre líneas de siembra podría no ser determinante, ya que el ambiente lumínico creado por debajo del dosel del cultivo es similar en todo el espacio entre líneas (von Wettberg y Weiner 2004). En nuestro caso, la campaña de estudio fue especialmente seca y esto pudo determinar que los principales factores limitantes del crecimiento de las plantas fueran el agua y los nutrientes. Sin embargo, existe una correlación positiva entre la altura de *A. sterilis* y la altura de la planta de cereal más cercana, que sugiere la existencia de una cierta respuesta frente al sombreado. En nuestro experimento, las tres distancias de siembra utilizadas (7, 12 y 17 cm) son relativamente estrechas y, como se comentó anteriormente, la existencia de plasticidad en el crecimiento del cultivo pudo permitir en todas las distancias el cierre del dosel en el momento de máximo crecimiento vegetativo. Esto ha podido determinar un ambiente lumínico similar en todo el espacio entre líneas de siembra, y que, por tanto, la posición de los individuos de *A. sterilis* respecto al cultivo no fuera determinante para explicar la variabilidad en su tamaño o supervivencia.

Por otra parte, la distancia al vecino arvense, y la identidad de este, tampoco explicaron la variabilidad encontrada en el tamaño de *A. sterilis*. La ausencia de relación puede explicarse porque tanto el rango (entre 0,1 y 7 cm) como el valor de las distancias observadas no son lo suficientemente elevados para dar lugar a un gradiente de competencia que pudiera ofrecer diferencias. Otra posibilidad es que el efecto de las distancias en las que se establece la competencia sea función de la jerarquía relativa en cuanto al tamaño de los individuos (Vogt et al. 2010), o a otras medidas de densidad local. En nuestro caso, sólo registramos la altura de los individuos vecinos poco antes del comienzo del estadio reproductor del trigo y de *A. sterilis*. Aunque en muchas ocasiones las plantas pueden alcanzar una altura similar a expensas del diámetro o del número de tallos, en este caso parece probable que la altura de los vecinos sea un buen indicador de su tamaño y por tanto de la competencia a la que han estado sometidos. Por ejemplo, en las plantas de *A. sterilis* seleccionadas, la altura, el diámetro del tallo mayor y el número de hijos fueron

variables correlacionadas positivamente. Estas plantas presentaban una altura similar a la de sus vecinos de la misma especie y significativamente mayor a la del resto de especies arvenses. Esto pudo responder no sólo a la morfología de *A. sterilis*, si no a que esta se sembró dos días antes que el cultivo y su emergencia fuera relativamente simultánea y comenzara antes que la del resto de las especies arvenses. Así, es posible que la competencia entre las plantas de *A. sterilis* fuera más intensa que la competencia con individuos de otras especies.

La probabilidad de que los individuos de *A. sterilis* llegaran a reproducirse aumentó ligeramente conforme se incrementó la distancia al individuo de cultivo más próximo. Por el contrario, la variabilidad en la producción de espiguillas de los individuos que se reprodujeron no estuvo condicionada por la distancia al cultivo, al vecino arvense ni por la especie a la que este pertenecía. El número de espiguillas producido estuvo correlacionado con el tamaño del individuo de *A. sterilis*. Varios estudios han observado que en muchas especies anuales, la biomasa reproductiva es simplemente una fracción de la biomasa total y está escasamente influida por la variabilidad ambiental (Weiner *et al.* 2009, Weiner y Freckleton 2010).

5. Conclusiones

La reducción de la distancia de siembra realizada en nuestro experimento no ha conllevado mejoras significativas en el rendimiento del cultivo ni ha reducido significativamente la abundancia de las plantas arvenses, respecto a un patrón de siembra a mayores distancias o a la siembra aleatoria. Nuestros resultados han sido consistentes en las tres campañas analizadas, a pesar de que estas fueron contrastadas en cuanto a su meteorología y a la abundancia de plantas arvenses. Otros estudios muestran que un patrón espacial completamente uniforme permite mejorar estos parámetros (Weiner *et al.* 2001, Olsen *et al.* 2005a, Olsen *et al.* 2005b). Sin embargo, el grado de agregación o de uniformidad en la disposición de las plantas de un cultivo aún no está caracterizado cuantitativamente de una manera satisfactoria (Kristensen *et al.* 2006, Olsen *et al.* 2012). Esta caracterización es necesaria para modelizar el efecto de la distribución espacial en las relaciones cultivo-vegetación arvense, así como para valorar los costes asociados al incremento de la

precisión en la disposición de las semillas en el campo respecto de los beneficios agronómicos.

Las condiciones ambientales a escala de gran detalle (locales), medidas como la distancia a la planta de cultivo más cercana y al vecino arvense más próximo no determinaron el tamaño, la supervivencia ni el número de espiguillas producidas por plantas de *A. sterilis*. Nuestros resultados sugieren que, dentro de las distancias de siembra ensayadas, la localización exacta de las plantas de *A. sterilis* en el espacio entre líneas no determina su tamaño o reproducción, y que la distancia al vecino más cercano no es una variable suficiente para caracterizar el efecto de otras plantas arvenses sobre estos parámetros.

CAPÍTULO 4. RESPUESTA DE ATRIBUTOS MORFOFUNCIONALES DEL CULTIVO Y LA VEGETACIÓN ARVENSE A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO Y A LA DISPONIBILIDAD DE LUZ

1. Introducción

1.1. Relación entre la disposición espacial del cultivo en la parcela y la transmisión de la luz

La intercepción de la luz en una comunidad vegetal es un proceso dinámico en el que existe una interacción continua entre la estructura de la comunidad, los atributos morfofuncionales, el crecimiento de las plantas presentes y el ambiente lumínico existente (Pronk 2004). En estas comunidades las especies se organizan en el espacio, horizontal y verticalmente (Dale 2000, Liira *et al.* 2002, Lorentzen *et al.* 2008, Laurans *et al.* 2012) y la estructura resultante condiciona las relaciones entre ellas (Tirado y Pugnaire 2005, Maestre 2006, Morin *et al.* 2011), la transmisión de la radiación solar (Tremmel y Bazzaz 1993, Leroy *et al.* 2009, Poorter 2009) y la disponibilidad de luz para los individuos. Las plantas, al estar enraizadas, pueden modificar muy poco su posición horizontal respecto a sus vecinos (Harper 1977). Así, la disposición relativa de los individuos es uno de los condicionantes de su capacidad de intercepción de la luz (Stoll y Prati 2001, von Wettberg y Weiner 2004, Monzeglio y Stoll 2005, Mokany *et al.* 2008).

En los sistemas agrarios es posible modificar la distribución horizontal de la especie cultivada. El objetivo sería lograr una distribución del cultivo en la parcela que favoreciera la intercepción de la luz y el sombreado de la vegetación arvense (Lindquist y Mortensen 1998, Olsen y Weiner 2007, Ruiz y Bertero 2008, Mattera *et al.* 2013). Esto resulta de utilidad en el manejo de estas especies, que pueden ejercer competencia con el cultivo, y es de especial interés en la agricultura ecológica donde el objetivo principal es sostener la producción de los cultivos en las interacciones entre los componentes del sistema, minimizando su dependencia de aportes externos (Altieri y Rosset 1996, Lampkin 1998, IFOAM 2009).

En los cultivos extensivos, la distribución horizontal del mismo puede modificarse fácilmente variando la distancia de siembra, lo que modifica la distancia entre los individuos de la especie cultivada y podría influir en la transmisión de la luz y en las variables y

estrategias morfofuncionales del propio cultivo y de la vegetación arvense (Ross *et al.* 2000, Mattera *et al.* 2013), y consecuentemente, en la diferente utilización de la luz en el proceso de fotosíntesis (Barnes *et al.* 1990, Beyschlag *et al.* 1990, Munier-Jolain *et al.* 2014).

1.2. Respuesta de atributos morfofuncionales de la vegetación al patrón de siembra del cultivo y a la disponibilidad de luz

La altura (Liira *et al.* 2002), el área foliar (Valladares y Niinemets 2007), la morfología y la inclinación de las hojas (Givnish 1987, Hirose 2005) o su posición a lo largo del tallo (Liira y Zobel 2000) son algunos de los caracteres que pueden ser influidos por la distribución horizontal del cultivo. Esto a su vez condiciona la transmisión de la radiación solar hacia el suelo y la disponibilidad de luz para las arvenses.

En concreto, la altura y la superficie foliar de las plantas son dos caracteres determinantes de la estructura vertical de la vegetación (Barnes *et al.* 1990, Pronk 2004). Esta puede ser entendida como estratos de hojas situados a distintas alturas. Al atravesar dicha estructura, parte de la radiación es absorbida, parte es reflejada al exterior y parte es reflejada siguiendo su curso hacia el suelo. En este proceso la radiación disminuye exponencialmente conforme atraviesa la vegetación (Anten y Werger 1996, Anten y Hirose 2001, Hirose 2005). En este contexto, las plantas más altas consiguen localizar parte de sus hojas en las zonas superiores del dosel, accediendo a mayor cantidad de radiación solar (Anten y Hirose 2001, Falster y Westoby 2003, Anten 2005), incrementando la intercepción de la luz y consecuentemente la ganancia neta de carbono (Niinemets *et al.* 2006), al tiempo que sombrean a las plantas que se encuentran por debajo (Anten y Hirose 1999, Pronk 2004). La superficie foliar condiciona también el nivel de intercepción de la radiación (Valladares y Niinemets 2007). Al localizar recursos hacia la formación de las hojas se incrementa la superficie dedicada a la intercepción de la luz, lo que igualmente permite a los individuos mantener la ganancia de carbono (Navas y Garnier 2002, Griffith y Sultan 2005, Portsmouth y Niinemets 2007).

En la planta, la localización de recursos hacia el crecimiento en altura o hacia la formación de área foliar está sujeta a un cierto compromiso: los recursos necesarios para ambas acciones provienen del mismo conjunto de carbohidratos, por lo que los recursos localizados hacia la superficie foliar no estarán disponibles para el crecimiento en altura y viceversa (Anten y Hirose 1999, Pronk 2004). Aunque el balance de este compromiso depende de cada especie, existe cierta variación intraespecífica de interés ecológico. Esta

variación puede ser, en parte, función del tamaño del individuo (Weiner 2004), si bien algunos autores han señalado la capacidad de ciertas especies para responder de forma plástica a cambios en la disponibilidad de la radiación (Geng *et al.* 2007, Berendse y Moller 2009, Huang *et al.* 2009, Forster *et al.* 2011).

En el caso de las especies arvenses, la disponibilidad de luz a lo largo del tiempo condiciona su crecimiento, en términos de biomasa, pero también puede dar lugar a respuestas morfológicas para evitar la sombra, como el incremento de la superficie foliar y el crecimiento en altura.

1.3. Objetivos

En este contexto, en el presente capítulo se plantean los siguientes objetivos concretos: determinar si la disposición espacial del cultivo condiciona, (1) la transmisión de la luz a través de la columna vertical de la vegetación, (2) los valores de algunos caracteres morfofuncionales del cultivo y de la vegetación arvense, (3) la estructura de la comunidad en términos de la variabilidad y la distribución del área foliar y la altura. Además se pretende (4) identificar estrategias morfofuncionales de las arvenses frente a escenarios con diferente disponibilidad de luz. En concreto, se desea comprobar la existencia de dos tipos de estrategias: incrementar la altura o ampliar la superficie foliar. En ambos casos, el resultado puede ser un uso más eficiente de la radiación, por lo que dichas estrategias serán tanto más evidentes en la medida en que esta última constituya un factor limitante.

Para abordar estos objetivos se diseñó un experimento en el que se varió la estructura espacial del cultivo modificando la distancia de siembra. El sistema modelo fue un cultivo de trigo de invierno (*Triticum aestivum*) y su vegetación arvense asociada. El trigo, al igual que otros cereales se siembra generalmente en líneas mediante sembradoras de chorrillo, aunque en ocasiones pueden utilizarse otro tipo de aperos que dan lugar a una siembra menos precisa, que podríamos considerar aleatoria. Las distancias de siembra elegidas incluían un gradiente de tres distancias entre líneas de siembra (líneas separadas a 7, 12 y 17 cm) y un patrón aleatorio (siembra “a voleo”). En la siembra en líneas, al reducir la distancia entre dos líneas contiguas se impone una distribución más equidistante entre las plantas del cultivo (Andrade *et al.* 2002), mientras que la siembra “a voleo” presenta características fuera de este gradiente al combinar situaciones de elevada agregación con situaciones donde la agregación es reducida.

Con respecto a los objetivos comentados se plantean las siguientes hipótesis:

(1) Conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra la radiación transmitida a través del dosel del cultivo también se reduce. La siembra aleatoria representa una situación intermedia en el gradiente de las distancias entre líneas, con valores de radiación transmitida también intermedios. Las diferencias entre distancias de siembra serán más evidentes en los primeros estados de desarrollo del cultivo cuando el dosel del cultivo no se haya cerrado por completo.

(2.a) Las diferencias entre distancias de siembra en la radiación transmitida irán paralelas a cambios en caracteres morfofuncionales del cultivo. Conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra será menor la altura del cultivo y mayor la superficie foliar del mismo. La siembra aleatoria presentará unos valores intermedios. B) Las arvenses responderán incrementando bien su altura o su área foliar conforme se reduzca la distancia entre líneas de siembra. La respuesta de las arvenses situadas en las parcelas de siembra aleatoria será intermedia dentro del gradiente de distancias entre líneas.

(2.b) La estructura del conjunto de la comunidad (cultivo y arvenses) responderá a la distancia de siembra. En conjunto, conforme aumenta la distancia entre líneas de siembra disminuirá la variabilidad en altura dentro de la comunidad, tendiendo hacia alturas mayores y la superficie foliar de la comunidad se localizará en capas más altas. La siembra aleatoria presentará una situación intermedia.

(3) A una escala de mayor detalle que la parcela, correspondiente al marco de muestreo, las arvenses responderán a la disponibilidad de radiación. La respuesta variará entre especies. Esperamos que en algunas especies más intolerantes a la sombra se produzca un incremento en la altura, mientras que en otras más tolerantes o con limitaciones para el crecimiento en altura la estrategia sea la producción de más superficie foliar. Las especies responderán tanto al ambiente lumínico previo al cierre del dosel del cultivo como al ambiente lumínico existente posteriormente.

2. Material y métodos

Los datos correspondientes a este capítulo se obtuvieron durante la campaña agrícola 2005-2006. El diseño general del experimento, así como la descripción climática y edáfica del área de estudio se refieren con detalle en el capítulo 2 de Métodos Generales. Se

resumen aquí los aspectos más importantes del diseño experimental y se explican los métodos específicos de este capítulo.

2.1. Diseño experimental

El experimento se diseñó en bloques al azar con tres repeticiones y un tratamiento: la distancia de siembra. Los niveles del tratamiento utilizados fueron una siembra aleatoria (siembra “a voleo”) y tres distancias entre líneas de siembra: 7, 12 y 17 cm, dando lugar a un total de 12 parcelas. El trigo se sembró el 9 de diciembre de 2005 ajustando la dosis de siembra para obtener en todas las parcelas una densidad de 350 plantas/m². Dos días antes se sembró, también en todas las parcelas, la gramínea *Avena sterilis*, a la dosis correspondiente para obtener una densidad de 50 plantas/m². El objetivo de sembrar esta especie fue tener una arvense patrón, con una densidad uniforme y controlada, que permitiese analizar de manera más precisa el efecto de los tratamientos (Torner *et al.* 1999). Para este capítulo se llevaron a cabo muestreos en dos momentos del desarrollo fenológico del cultivo: en el estado de ahijamiento y en el de encañado. Estos estados se corresponden con dos fases bien diferenciadas del crecimiento vegetativo del trigo. En ahijamiento el dosel del cereal comienza a formarse, mientras que en encañado el desarrollo del dosel está cercano a su máximo.

En este capítulo, para registrar todas las variables físicas y biológicas se utilizaron cinco cuadrados de muestreo (marcos), de 0,5 x 0,5 metros, dispuestos al azar en cada una de las parcelas. En cada parcela se muestrearon, además, otros tres marcos de la misma superficie en los que se eliminó, manualmente, la vegetación arvense desde el inicio del experimento (ver Capítulo 2 de Métodos Generales).

2.2. Variables registradas

En cada una de las parcelas se registró la radiación fotosintéticamente activa (PAR). La PAR es la parte del espectro solar que las plantas utilizan para realizar la fotosíntesis y comprende longitudes de onda entre los 400 y 700 nanómetros, aproximadamente. En cada parcela, las medidas de PAR se realizaron en los cinco marcos de muestreo con presencia de vegetación arvense (n=60) y en los tres marcos donde la vegetación arvense había sido eliminada (n=36). El muestreo se realizó en los mismos marcos, en los dos estados de desarrollo del cultivo antes citados (ahijamiento y encañado). Las medidas de PAR se registraron mediante un ceptómetro (SunScan Canopy Analyser; Delta-T Devices,

Cambridgeshire, Reino Unido) compuesto por una sonda de muestreo unida a un sensor que, simultáneamente a las medidas realizadas por la sonda, registra la radiación por encima de la vegetación. La sonda de muestreo medía un metro de longitud y constaba de 64 fotodiodos dispuestos de manera regular a lo largo de la misma. Al ser las unidades de muestreo marcos de 0,5 x 0,5 metros, sólo se tomaron en consideración los 32 fotodiodos comprendidos dentro del marco. Las medidas de PAR se realizaron el 30 y 31 de marzo de 2006, en el muestreo en ahijamiento y el 17 y 18 de abril de 2006 en el muestreo en encañado. En todos los casos el muestreo se realizó al mediodía solar (± 2 horas). Para realizar las medidas, la sonda se dispuso entre dos líneas de siembra y paralela a ambas. En la siembra aleatoria la sonda se orientó en la misma dirección que en el resto de las parcelas. En ahijamiento, el muestreo se repitió orientando la sonda en posición perpendicular a la siembra. No se hallaron diferencias significativas debidas a la orientación de la sonda, de forma que el muestreo en el estado de encañado sólo se realizó con la sonda orientada en paralelo a la siembra. En cada uno de los marcos, la PAR se midió a tres alturas desde el suelo: 25 cm (sólo en el muestreo de encañado), 15 cm y a nivel del suelo, con dos repeticiones por marco separadas 20-25 cm. Estas alturas se eligieron por ser representativas de las registradas en las arvenses más frecuentes encontradas en la finca creciendo en el interior del cultivo. Las variables utilizadas en los análisis fueron en cada caso el porcentaje de PAR transmitido, PAR_t , hasta una determinada altura. PAR_t se obtuvo como,

$$PAR_t = \frac{PAR_m}{PAR_o} \times 100$$

[ecuación 1]

donde PAR_m es la PAR registrada por la sonda a una determinada altura y PAR_o es la PAR detectada por el sensor por encima de la vegetación.

En los marcos con presencia de vegetación arvense ($n=60$) se registró también la cobertura, la altura y la biomasa de cada una de las especies arvenses y del cultivo, así como la densidad (número absoluto de individuos) de todas las arvenses encontradas. Estas variables se registraron en el estado de mayor desarrollo vegetativo del cultivo (encañado). La cobertura de cada especie se midió como la superficie, en cm^2 , ocupada por la especie en el marco de muestreo. En cada marco, la altura del cultivo y de cada especie arvense se registró en cuatro individuos (o cuando hubo menos individuos en aquellos presentes). El promedio de estos valores representó la altura de la especie en el marco. El valor de la biomasa de cada especie, en el marco, se correspondió con el peso seco del conjunto de los

individuos pertenecientes a dicha especie. Para ello se cortó la biomasa aérea, se secó en estufa a 80° C durante 24 horas y se pesó.

En esos mismos marcos se calculó también, para el trigo y para cada una de las arvenses, el índice de área foliar (LAI) localizado en cada uno de los tres rangos de altura definidos previamente, el cociente de área foliar (LAR), así como la superficie foliar específica (SLA; sólo para el trigo). El LAI se define como la superficie foliar existente por unidad de superficie, mientras que el LAR es la superficie foliar por unidad de biomasa y el SLA se corresponde con la superficie foliar por unidad de biomasa foliar.

En el caso del trigo, para obtener estas variables se eligió al azar una planta en cada marco, se cortó, se introdujo en una bolsa de plástico y se conservó en una nevera portátil hasta llegar al laboratorio. Allí se midió su altura, se separó en tallo y hojas y se midió su superficie foliar, separándola en tres rangos de altura (hojas localizadas por encima de 25 cm del suelo, entre 25 y 15 cm y por debajo de 15 cm) mediante el analizador de imagen WinDias (Delta-T Devices, Cambridgeshire, Reino Unido).

La superficie foliar total de cada planta se calculó sumando la superficie foliar localizada en los tres rangos de altura. Los tallos y las hojas de cada planta se secaron en estufa a 60 °C durante 48 horas y se pesaron por separado. El LAI del trigo, en cada marco, se calculó como la superficie foliar de la planta muestreada multiplicada por el número de plantas de trigo encontradas en el marco. Por su parte el LAR del trigo en cada marco, se calculó como el cociente entre la superficie foliar y la biomasa aérea (tallos + hojas) de la planta utilizada para la obtención del LAI. El SLA del trigo en cada marco se calculó dividiendo la superficie foliar de la planta muestreada entre el peso seco de sus hojas.

Para calcular el LAI de cada especie arvense, en cada marco, se utilizaron ecuaciones que relacionaban la cobertura de la especie, medida visualmente en cm², con su superficie foliar. Para construir estas ecuaciones se midió la cobertura de 15 individuos de las cuatro especies más abundantes (*A. sterilis*, *P. rhoeas*, *Veronica hederifolia* y *Galium tricornutum* Dandy) y de tres a cinco individuos de cada una de las especies menos abundantes (presentes en menos del 65 % de los marcos de muestreo) y que aquí denominaremos: arvenses menos abundantes. Los individuos se seleccionaron al azar en el conjunto de las parcelas, se cortaron y en el laboratorio se midió su altura y se separaron en tallos y hojas. La superficie foliar de todos ellos se midió en un analizador de imágenes (WinDias) para los tres rangos de altura de las hojas comentados previamente. La superficie foliar total de cada planta se calculó sumando la superficie foliar localizada en los tres rangos de altura. Mediante análisis de regresión lineal se relacionó la cobertura de los individuos con su superficie foliar total.

Los análisis se realizaron independientemente para *A. sterilis*, *P. rhoeas*, *V. hederifolia* y *G. tricornutum* y para el conjunto de las arvenses menos abundantes. Las ecuaciones obtenidas se muestran en la tabla 1 y se observa un buen ajuste entre la cobertura y la superficie foliar.

Especie arvense	Superficie foliar= $a \times \text{Cobertura}$		
	$a (\pm \text{D. E.})$	R^2	p
<i>Avena sterilis</i>	3,89 (0,3)	0,91	***
<i>Papaver rhoeas</i>	3,42 (0,2)	0,94	***
<i>Veronica hederifolia</i>	0,66 (0,1)	0,94	***
<i>Galium tricornutum</i>	1,97 (0,2)	0,85	***
Arvenses menos abundantes	1,79 (0,2)	0,86	***

Tabla 1. Coeficientes ($a \pm$ desviación estándar), R^2 y grado de significación de la ecuación de regresión lineal entre la superficie foliar y la cobertura de las especies arvenses presentes en el experimento (***= $p < 0,001$).

Para cada especie arvense, estas ecuaciones se utilizaron para obtener la superficie foliar media, equivalente a la de un individuo, en cada marco. Para ello, se obtuvo la cobertura media, equivalente a la ocupada por un individuo, como el cociente entre la cobertura total de la especie en el marco y el número de individuos presentes. Para el conjunto de las arvenses menos abundantes se obtuvo un único valor, sumando la cobertura de todas ellas y dividiendo entre el número total de individuos presentes en el marco. Esos valores de superficie foliar media de cada especie se interpolaron en las ecuaciones correspondientes (Tabla 1). El valor resultante se multiplicó por el número de individuos de la especie en el marco obteniéndose el LAI de la especie en el marco. El LAR de cada especie arvense en cada marco se obtuvo dividiendo el LAI de la especie entre la biomasa de la misma. En cada marco se calculó, también, el LAI de cada especie situado en cada uno de los tres rangos de altura. Estos valores se hallaron multiplicando el LAI de la especie en el marco por la proporción de este que la especie localiza en cada rango de altura. Para cada especie, esta proporción se consideró dependiente de la altura promedio de la especie en el marco y de una función matemática que describía la distribución vertical de su superficie foliar. Se asumió que esta distribución se ajustaba a una función parabólica en el caso del cultivo, de *A. sterilis*, *P. rhoeas*, *V. hederifolia* y *G. tricornutum*, y a una función normal para el conjunto

de las arvenses menos abundantes. Estas distribuciones se han usado anteriormente en la literatura para describir la distribución vertical del follaje de plantas arvenses y de otras especies (Ross *et al.* 2000, Storkey y Cussans 2007). El valor de los parámetros de la función correspondiente se obtuvo independientemente para cada especie. Para ello, se ajustó la función correspondiente con los valores de altura y superficie foliar por rango de altura, de aquellos individuos muestreados para obtener el LAI de cada especie (15 o de tres a cinco, en cada caso).

2.3. Análisis numéricos

2.3.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la transmisión de la radiación y respuestas de la vegetación

Las diferencias entre distancias de siembra, en los valores de PAR_t , se analizaron mediante modelos lineales mixtos donde la distancia de siembra era un factor fijo y el bloque uno aleatorio. También se incluyeron como factores fijos: la altura a la que se midió la PAR, una variable que reflejaba si la medida se llevó a cabo en un marco con presencia o no de vegetación arvense, así como las interacciones entre estos factores y la distancia de siembra. En este caso, los análisis se realizaron separadamente para cada uno de los estados fenológicos del cultivo en los que se realizó el muestreo: ahijamiento y encañado. Se analizó también el efecto de la distancia de siembra sobre algunos caracteres morfológicos del cultivo y de las arvenses: altura, LAI y LAR (y SLA también en el caso del cultivo), así como el efecto sobre tres variables indicativas de la estructura vertical de la comunidad: la distribución vertical del LAI, la variabilidad en la contribución de las especies al LAI localizado en tres rangos de altura y la equitatividad en la distribución de alturas entre las especies presentes en cada marco.

La variación en la distribución vertical del LAI total (cultivo + arvenses) se calculó, en cada marco, como el coeficiente de variación (CV) en el valor del LAI total registrado en cada uno de los tres rangos de altura definidos previamente. El reparto de los valores del LAI entre el conjunto de las especies encontradas en cada marco y para cada uno de los tres rangos de altura definidos (por encima de 25 cm de altura, entre 25 y 15 cm de altura y por debajo de los 15 cm de altura) se calculó mediante el índice de Shannon (H') según la ecuación:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad [\text{ecuación 2}]$$

donde, para cada rango de altura, S es el número de especies con valores de LAI en ese rango y p_i es la proporción del LAI de la especie i respecto al total del LAI en ese rango de altura.

La equitatividad en la distribución de las alturas entre las especies presentes en cada marco (cultivo y cada una de las arvenses) se calculó mediante el coeficiente de Gini (G). Este se calculó como la media aritmética del valor absoluto de las diferencias de altura entre cada par de especies encontradas en el marco, y se obtuvo a partir de la siguiente ecuación:

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |X_i - X_j|}{2n^2 \bar{X}}$$

[ecuación 3]

donde X_{ij} representa cada una de las especies presentes en el marco de muestreo, \bar{X} es la media de la altura de las especies presentes y n es el número de individuos en el mismo. G es una medida del grado de dispersión de una variable, y sus valores oscilan entre cero, en nuestro caso cuando todas las especies presentes en el marco muestran una altura similar, y un máximo teórico de 1 cuando todas las especies, excepto una, presentan una altura igual a cero.

Las diferencias entre las distancias de siembra en la altura, el LAI y el LAR del cultivo y de las arvenses, en el SLA del cultivo y en el G de alturas y el CV y el H' del LAI se analizaron también mediante modelos lineales mixtos, siendo la distancia de siembra un factor fijo y el bloque un factor aleatorio.

Los análisis estadísticos de este apartado se llevaron a cabo en el entorno de R (R Development Core Team 2011) mediante la función `lme` del paquete `nlme` (Pinheiro *et al.* 2012). Las asunciones de normalidad y homogeneidad de los residuos se comprobaron gráficamente.

2.3.2. Respuestas morfofuncionales de las especies arvenses a la disponibilidad de la luz

Para identificar diferentes estrategias de las arvenses, frente a un gradiente de disponibilidad de luz, los valores de PAR_t registrados en los marcos de muestreo se relacionaron, mediante regresiones lineales, con varios caracteres morfofuncionales de cada especie: altura, LAI, LAR y los cocientes altura/biomasa y altura/LAI. El ambiente lumínico al que están sometidas las arvenses varía a lo largo del desarrollo del cultivo. Para

tener en cuenta esto se utilizaron dos registros diferentes de PAR_t : la registrada a 15 cm en el estado de ahijamiento y la registrada a 25 cm en el estado de encañado.

Utilizar ambas medidas de PAR_t permite determinar si las arvenses responden a las condiciones lumínicas previas al cierre del dosel del cultivo (ahijamiento) y/o a la posterior disponibilidad de luz (encañado). La respuesta de las arvenses se analiza sobre los caracteres medidos en el estado de encañado. La variable LAR y el cociente altura/biomasa se utilizaron para comprobar si la localización de recursos hacia la superficie foliar o hacia la altura está modulada por el tamaño de la planta. La relación entre la PAR_t y el cociente altura/LAI puede indicarnos la importancia relativa de cada estrategia frente a la disponibilidad de la luz. Para cada especie, el LAI y la biomasa promedio en cada uno de los marcos se estimó como el cociente entre el LAI (o la biomasa) total de la especie en el marco y el número de individuos de la especie presentes en dicho marco. Los valores de altura corresponden a la altura de la especie en el marco. Los valores analizados corresponden, por tanto, a un individuo estándar de cada especie. Los análisis se llevaron a cabo con el software Statistica 6.1 (Stat Soft Inc. 1984-2002).

Finalmente, también a escala de marco y para cada una de las especies por separado, la relación entre los caracteres morfofuncionales, la biomasa promedio, la densidad de individuos arvenses y la densidad de individuos de la misma especie presentes en el marco se analizó mediante correlaciones de Spearman. La relación entre la biomasa promedio de cada especie y el gradiente de disponibilidad de PAR_t se analizó de la misma forma.

3. Resultados

3.1. Efecto de la distancia de siembra del cultivo sobre la transmisión de la radiación, la estructura de la vegetación y sobre algunos caracteres morfofuncionales de las especies

La radiación solar fotosintéticamente activa (PAR) se redujo conforme atravesó la columna de vegetación. En el estado de ahijamiento y para el conjunto de las distancias de siembra, sólo un 16% de la PAR medida por encima del dosel llegó al suelo. En el estado de encañado este porcentaje se redujo hasta el 11%. Estos porcentajes se corresponden con valores de 269 y 255 micromoles $m^{-2} s^{-1}$, respectivamente. En el estado de ahijamiento no se observaron diferencias significativas en los valores de PAR_t registrados en las diferentes distancias de siembra, ni entre los marcos con y sin presencia de vegetación arvense (tabla 2). Sin embargo, se hallaron diferencias significativas entre la PAR_t medida en el suelo y a 15

cm de altura (tabla 2). En el estado de encañado se observaron diferencias significativas en los valores de PAR_t entre alturas, entre marcos con y sin presencia de vegetación arvense y entre distancias de siembra (tabla 2, figura 1). En ambos estados las interacciones analizadas no fueron significativas y se eliminaron del modelo final.

PAR_t	Estado fenológico del cultivo	
	AHIJAMIENTO	ENCAÑADO
Distancia de siembra	$F_{3,16}=1,57$	$F_{3,63}=4,17^{**}$
Altura de la medida	$F_{3,16}=1,58^{***}$	$F_{2,63}=195,9^{***}$
Presencia de arvenses	$F_{3,16}=1,59$	$F_{1,63}=7,39^{**}$

Tabla 2. Efecto de la distancia de siembra (7,12,17 cm y siembra aleatoria), de la altura a la que se realizó la medida (suelo, 15 cm en ahijamiento y suelo, 15 cm y 25 cm en encañado) y de la presencia de arvenses, en la transmisión de la radiación (PAR_t) a través de la vegetación en dos estados fenológicos del cultivo (ahijamiento o encañado). Se indica el valor de F, los grados de libertad del modelo y el grado de significación: *** $p<0,001$; ** $p<0,01$, sin asterisco, no significativo.

En promedio, la PAR_t en presencia de arvenses fue menor que en ausencia de estas (21% vs 23%, respectivamente). La PAR_t difirió significativamente entre alturas en todas las distancias de siembra (suelo=11%, 15 cm=20% y 25 cm=35%), manifestando la extinción de la radiación a medida que atraviesa la columna de vegetación. Por su parte, la distancia de 17 cm registró, en promedio, mayores valores de PAR_t que las distancias de 7 y 12 cm, no obteniéndose respuesta diferencial en la siembra aleatoria (figura 1).

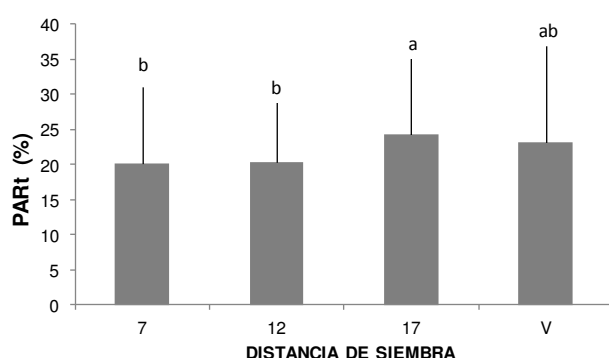


Figura 1. Valores medios y desviación estándar del porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR_t) registrado a distintas distancias de siembra (7,12 y 17 cm y V= siembra aleatoria) en el estado de encañado del cultivo. Letras diferentes indican diferencias significativas para $p<0,05$ según el test de Tukey HSD para las medias.

Los valores del LAI, LAR y altura, en el estado de encañado, variaron en las especies analizadas (tabla 3). El trigo presentó el mayor valor del índice de área foliar y de altura, y P.

rhoeas y *A. sterilis* fueron las especies arvenses que presentaron los valores más elevados para estas variables. El cociente de área foliar (LAR) fue mayor en el trigo, en *P. rhoeas* y en el conjunto de las especies arvenses menos abundantes, que en *A. sterilis*, *G. tricornutum* o *V. hederifolia* (tabla 3). Los resultados no mostraron diferencias significativas de los valores del LAI total, LAI del trigo, ni LAI de las arvenses entre distancias de siembra ($P > 0,05$ en todos los casos; tabla 3). Analizando las especies arvenses por separado, el LAI de *A. sterilis* fue significativamente mayor en la distancia de siembra de 7 cm que en la distancia de 17 cm o en la siembra “a voleo”. En el resto de las especies no se observaron diferencias significativas. Los valores del LAR no difirieron entre distancias de siembra para ninguna de las especies analizadas. La altura de las especies analizadas tampoco varió significativamente entre distancias de siembra (tabla 3).

Especies	LAI (m ² .m ⁻²)				LAR (cm ² .g ⁻¹)			
	7 cm	12 cm	17 cm	Aleatoria	7 cm	12 cm	17 cm	Aleatoria
<i>Triticum aestivum</i> (cultivo)	6,02 (0,74)	4,71 (0,87)	5,23 (0,87)	5,81 (0,30)	130 (39)	108 (37)	127 (46)	145 (49)
Especies arvenses	1,33 (0,20)	1,21 (0,12)	1,11 (0,09)	1,38 (0,12)	111 (73)	77 (31)	98 (56)	69 (20)
<i>Avena sterilis</i>	0,30 (0,04)^a	0,20 (0,03)^{bc}	0,16 (0,03)^c	0,22 (0,04)^b	57 (37)	34 (22)	65 (50)	49 (47)
<i>Papaver rhoeas</i>	0,73 (0,25)	0,68 (0,17)	0,66 (0,09)	0,83 (0,16)	160 (74)	168 (89)	163(65)	127 (35)
<i>Veronica hederifolia</i>	0,05 (0,03)	0,05 (0,01)	0,05 (0,01)	0,06 (0,03)	24 (14)	26 (15)	18 (8)	17 (11)
<i>Galium tricornutum</i>	0,12 (0,04)	0,14 (0,05)	0,14 (0,07)	0,14 (0,05)	161 (29)	55 (39)	57 (44)	42 (24)
Arvenses menos abundantes	0,14 (0,04)	0,14 (0,06)	0,09 (0,01)	0,15 (0,05)	254 (339)	104 (80)	189 (194)	110 (72)

Altura (cm)				
Especies	7 cm	12 cm	17 cm	Aleatoria
<i>Triticum aestivum</i> (cultivo)	53,4 (4)	54,5 (8)	55,3 (7)	56,5 (6)
Especies arvenses	23,3 (1)	24,3 (1)	23,8 (3)	25,9 (1)
<i>Avena sterilis</i>	47,2 (16)	42 (14)	39,4 (13)	40 (17)
<i>Papaver rhoeas</i>	25,6 (6)	24,8 (5)	28,7 (10)	28,8 (4)
<i>Veronica hederifolia</i>	5,6 (4)	6 (3)	4,3 (2)	5,5 (4)
<i>Galium tricornutum</i>	29,4 (10)	32,6 (12)	30,1 (13)	29,1 (12)
Arvenses menos abundantes	9,6 (3)	8,2 (3)	8 (6)	10,3 (3)

Tabla 3. Valores medios (\pm desviación estándar) del índice de área foliar (LAI), cociente de área foliar (LAR) y altura de las especies analizadas en parcelas con diferente distancia de siembra (7,12y 17 cm y siembra aleatoria). Los datos pertenecen al estado fenológico de encañado del cultivo. Para cada especie los valores acompañados por letras distintas indican diferencias significativas para $p < 0,05$ según el test de Tukey (aparecen señalados en negrita).

Los valores de SLA del trigo no difirieron entre distancias de siembra ($F_{3,51}=0,62$ $p>0,05$) y su valor medio (\pm desviación estándar) fue de $370 (\pm 130) \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$. La distancia de siembra no varió la distribución vertical del LAI (el CV del LAI fue similar entre distancias de siembra; $F_{3,54}=0,60$ $p=0,61$). La diversidad florística del LAI (H' LAI) tampoco mostró diferencias entre distancias de siembra en ninguno de los tres rangos de altura analizados (H' LAI >25 cm: $F_{3,54}=0,67$ $p=0,58$; H' LAI 25-15 cm: $F_{3,54}=0,43$ $p=0,74$; H' LAI <15 cm: $F_{3,45}=0,56$ $p=0,64$). Sin embargo, en todas las distancias de siembra se observó un gradiente de los valores de esta variable con la distancia al suelo, aumentando a medida que esta distancia se hacía progresivamente menor. El valor del coeficiente de Gini tampoco difirió entre distancias de siembra en el estado de encañado ($G=0,24\pm 0,07$; $F_{3,54}=1,35$ $p=0,25$).

3.2. Respuestas morfofuncionales de las especies arvenses a la disponibilidad de la luz

La vegetación arvense difirió en sus respuestas a la disponibilidad de PAR (figuras 2 y 3, tabla 4). *A. sterilis* no mostró ningún patrón claro de comportamiento. El resto de las especies mostró relaciones lineales de algunas variables morfofuncionales con el gradiente de PAR_t medido en el estado de ahijamiento o de encañado del cultivo. La respuesta de *P. rhoeas* y de *G. tricornutum* fue similar. Ambas especies mostraron una relación lineal negativa entre la altura y el cociente altura/LAI y los valores de PAR_t medidos en el estado de ahijamiento del cultivo, y una relación negativa entre el LAI y el LAR y los valores de PAR_t medidos en encañado. La respuesta morfofuncional de *V. hederifolia* fue diferente a la de las dos especies antes comentadas. La altura de los individuos de esta especie, así como el cociente altura/biomasa, mostraron una relación lineal positiva con los valores de PAR_t . Esta respuesta se observó sólo en el estado de ahijamiento. El conjunto de las especies menos abundantes mostró una respuesta similar a la de *P. rhoeas* y *G. tricornutum* frente al gradiente de PAR_t medido en ahijamiento, mientras que no se observó una respuesta al gradiente de PAR_t registrado en encañado.

Estado fenológico	Especie arvense	Altura			LAI			LAR			Altura/Biomasa			Altura/LAI		
		g.l.	F	p	g.l.	F	p	g.l.	F	p	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Ahijamiento	<i>Avena sterilis</i>	(1, 58)	0,17	ns	(1, 58)	0,07	ns	(1, 58)	0,86	ns	(1, 58)	0,51	ns	(1, 58)	0,05	ns
	<i>Papaver rhoeas</i>	(1, 58)	5,18	*	(1, 58)	1,14	ns	(1, 56)	0,24	ns	(1, 58)	0,02	ns	(1, 58)	5,67	*
	<i>Veronica hederifolia</i>	(1, 58)	7,35	**	(1, 57)	0,14	ns	(1, 57)	0,06	ns	(1, 57)	6,60	*	(1, 57)	3,99	<0,1
	<i>Galium tricornutum</i>	(1, 52)	12,60	***	(1, 52)	9,59	**	(1, 52)	7,12	*	(1, 52)	3,31	<0,1	(1, 52)	15,79	***
	Arvenses menos abundantes	(1, 58)	8,64	**	(1, 58)	0,07	ns	(1, 54)	0,11	ns	(1, 58)	0,12	ns	(1, 57)	6,10	*
Encañado	<i>Avena sterilis</i>	(1, 58)	1,39	ns	(1, 55)	1,16	ns	(1, 58)	0,13	ns	(1, 58)	0,02	ns	(1, 58)	0,22	ns
	<i>Papaver rhoeas</i>	(1, 58)	0,03	ns	(1, 58)	9,32	**	(1, 58)	7,12	*	(1, 58)	0,10	ns	(1, 57)	13,89	**
	<i>Veronica hederifolia</i>	(1, 58)	1,13	ns	(1, 55)	0,38	ns	(1, 57)	4,72	*	(1, 57)	2,36	ns	(1, 57)	0,05	ns
	<i>Galium tricornutum</i>	(1, 52)	0,39	ns	(1, 48)	5,34	*	(1, 52)	4,30	*	(1, 52)	1,17	ns	(1, 52)	4,16	*
	Arvenses menos abundantes	(1, 57)	3,35	<0,1	(1, 57)	0,97	ns	(1, 58)	0,33	ns	(1, 58)	0,33	ns	(1, 57)	0,09	ns

Tabla 4. Resultados de las regresiones lineales realizadas entre los valores de PAR_t y distintas variables morfofuncionales de las arvenses (g.l. grados de libertad del modelo, valor de F y grado de significación *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns $p > 0,05$). Los datos se refieren a la PAR_t medida a una altura de 15 cm del suelo en estado de ahijamiento del cultivo y a una altura de 25 cm del suelo en el estado de encañado.

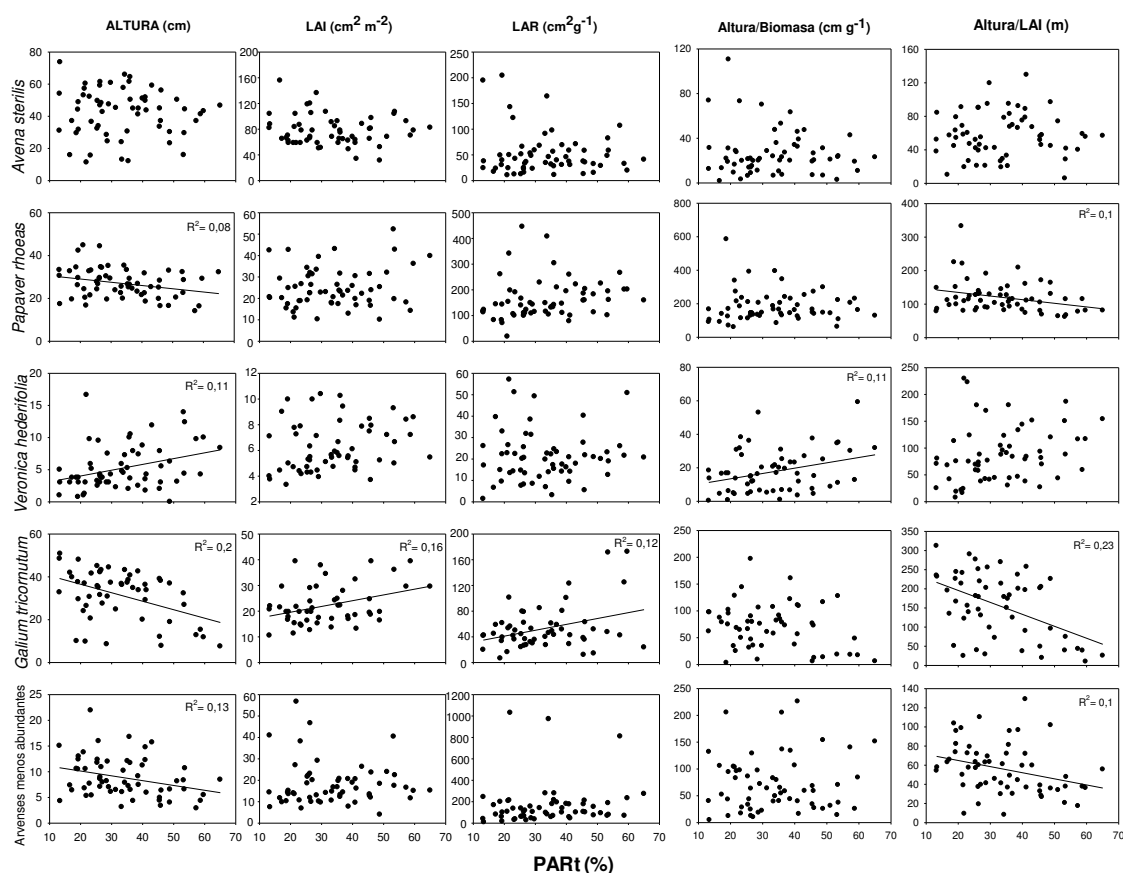


Figura 2. Respuesta de diferentes atributos morfofuncionales de la vegetación arvense a un gradiente de PAR_t . Los datos morfofuncionales se midieron en el estado de encañado del cultivo y la PAR_t medida a una altura de 15 cm desde el suelo en el estado de ahijamiento del cultivo. Las líneas indican una relación lineal estadísticamente significativa ($p < 0,05$). En estos casos se muestra también la varianza explicada por la función (R^2).

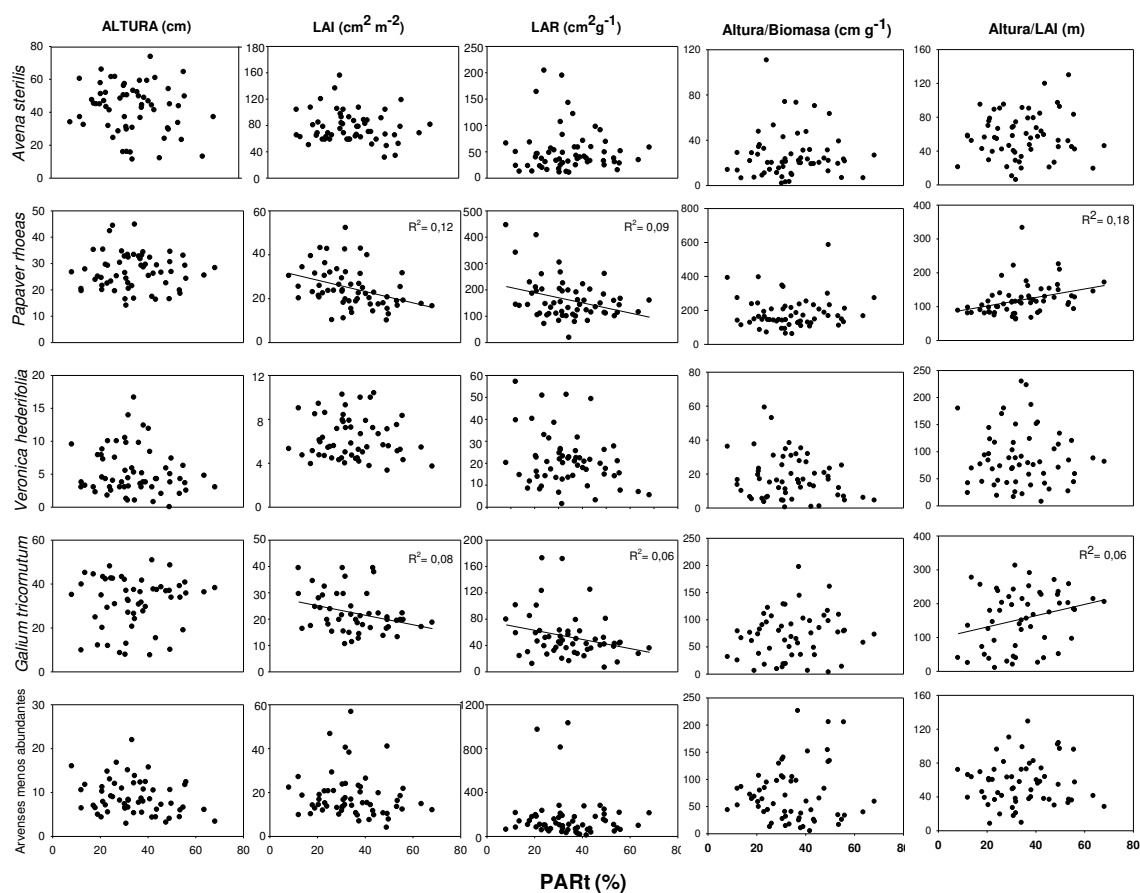


Figura 3. Respuesta de diferentes atributos morfofuncionales de la vegetación arvense a un gradiente de PAR_t . Los datos se refieren al estado de encañado del cultivo y a la PAR_t medida a una altura de 25 cm desde el suelo. Las líneas indican una relación lineal estadísticamente significativa ($p < 0,05$). En estos casos se muestra también la varianza explicada por la función (R^2).

En general, las arvenses respondieron incrementando su altura al aumento en la densidad de sus vecinos, fundamentalmente a la de individuos de la misma especie. Una excepción fue *P. rhoeas* que registró menores valores de altura y LAI en los marcos con mayor densidad de individuos de la misma especie (figuras Anexo 1- 5). Por otra parte, la biomasa promedio y el LAR en el marco se correlacionaron negativamente en todas las especies. La relación entre la biomasa promedio y otros caracteres varió entre las especies analizadas. En el caso de *A. sterilis*, la biomasa de un individuo estándar se correlacionó positivamente con el LAI y en el de *P. rhoeas* con el LAI, la altura y el cociente altura/biomasa. Por el contrario, la biomasa promedio de *V. hederifolia*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies menos frecuentes, se correlacionó negativamente con el cociente altura/biomasa. *G. tricornutum* mostró también una relación negativa con la altura y el cociente altura/LAI, mientras que en el conjunto de las especies menos abundantes, la relación entre la altura y la biomasa promedio fue positiva. Por último, la biomasa de un individuo estándar en cada

una de las especies analizadas no se correlacionó con la variabilidad en la PAR_t observada en el experimento. Tampoco existió una relación entre la biomasa total de cada especie en el marco y la variabilidad en la PAR_t , excepto en el caso de *G. tricornutum* (figuras Anexo 6 y 7).

4. Discusión

4.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la transmisión de la radiación, la estructura de la vegetación y sobre algunos caracteres morfofuncionales de las especies

En las comunidades vegetales, la disposición de las especies dominantes sobre el sustrato (disposición horizontal) condiciona el ambiente lumínico general, lo que puede afectar al resto de las especies. Una mayor o menor distancia entre esas especies dominantes debería, por tanto, reflejarse en unos valores diferentes de radiación. Los resultados de este trabajo no permiten confirmar totalmente esta hipótesis para los cultivos de cereal. En nuestro caso, las diferencias en los valores de PAR_t entre distancias de siembra de la especie cultivada, aparecen sólo en el estado de encañado. En ese estado, la radiación transmitida en las distancias de 7 y 12 cm es menor que la transmitida en la distancia de 17 cm, mientras que la siembra aleatoria registra unos valores de PAR_t intermedios. Estas diferencias no van acompañadas de cambios en las variables morfofuncionales del cultivo (altura, LAI, LAR o SLA), ni en la estructura de las comunidades (cultivo y vegetación arvense) en términos de la variabilidad en altura entre las especies o de la distribución vertical o la diversidad florística del LAI.

Gran parte de los trabajos que investigan la influencia de la distancia de siembra sobre la transmisión de la PAR han sido realizados en cultivos de maíz y muestran resultados contradictorios. Mientras que algunos autores no encontraron diferencias en la PAR_t comparando distancias de siembra estrechas y anchas (en general 0,38 frente a 0,76 metros; Westgate *et al.* 1997, Johnson y Hoverstad 2002, Norsworthy y Oliveira 2004, Agele *et al.* 2007), en otros casos se observó que los valores de PAR_t se reducían cuando el maíz se sembraba a distancias entre líneas de siembra pequeñas (Aubertin y Peters 1961, Bullock *et al.* 1988, Ottman y Welch 1989, Teasdale 1995, Tharp y Kells 2001, Dalley *et al.* 2004, Sharratt y McWilliams 2005). Este resultado se ha observado también en otros cultivos como la caña de azúcar o la alfalfa (Singels y Smit 2009, Mattera *et al.* 2013). Además, en un modelo realizado para predecir la disponibilidad de luz en cultivos de colza bajo cuatro escenarios

de siembra distintos, distancias de 32, 16 y 12 cm y siembra aleatoria, se muestra como la sombra y la variabilidad de esta se reducen conforme aumenta la distancia entre las líneas, mientras que en la siembra aleatoria existe más variabilidad y los valores son, en general, intermedios entre los observados en las distancias de 12 cm y 16 cm (Munier-Jolain *et al.* 2014).

En nuestro caso la variabilidad en los valores de PAR_t fue similar entre las distancias de siembra comparadas, pero la siembra aleatoria también alcanzó valores intermedios entre las distancias estrechas (7 y 12 cm) y la distancia de 17 cm. Lo anterior, junto con nuestros resultados, sugiere una tendencia a la reducción en la PAR_t según disminuye la distancia de siembra. Sin embargo parecen existir unos umbrales, que dependerían de cada cultivo, a partir de los cuales mayores reducciones en la distancia entre líneas de siembra no conllevarían una disminución en la PAR transmitida a través del dosel del cultivo. A su vez, la siembra aleatoria muestra unos valores intermedios entre distancias estrechas y anchas, mientras que un patrón completamente uniforme, en el que la distancia entre cada uno de los individuos del cultivo es muy similar, podría ser un cambio cualitativo en cuanto a la reducción en la PAR transmitida (Weiner *et al.* 2001, Acciaresi y Chidichimo 2007, Olsen y Weiner 2007). La variabilidad en los resultados encontrados en la literatura puede ser debida a variables agronómicas no contempladas en este trabajo, pero que pueden interaccionar con la distancia de siembra. Es, por ejemplo, el caso de un incremento de la densidad del cultivo (Teasdale 1995, Anderson 2000), la morfología del cultivar (cultivares erectófilos frente a planófilos: Westgate *et al.* 1997, Norsworthy y Oliveira 2004, Drews *et al.* 2009) o incluso el aporte de riego (Andrade *et al.* 2002).

En otros estudios, la disminución en la PAR_t conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra, se ha relacionado con un incremento en la biomasa del cultivo en la parcela, debida a la reducción en la mortalidad de individuos del cultivo (Mattera *et al.* 2013), o con cambios en las características morfofuncionales del cultivo derivados de esta disposición. Por ejemplo, al incrementarse el LAI (Singels y Smit 2009, Mattera *et al.* 2013) o reducirse la variabilidad espacial del mismo (Sharratt y McWilliams 2005, Olsen y Weiner 2007). Nuestros resultados muestran que la disposición horizontal del cultivo, la especie que más influye en la transmisión de la luz, no ha condicionado significativamente los valores de biomasa (Capítulo 3), ni de varios atributos morfofuncionales del trigo. Las diferencias observadas entre las distancias de 7 y 12 cm y la distancia de 17 cm en la PAR_t en el estado de encañado, podrían deberse a cambios producidos en el cultivo que no comprometieran

su biomasa u otros atributos morfofuncionales, como la altura o la superficie foliar. Por ejemplo, el cultivo podría orientar el crecimiento de sus tallos o la posición de sus hojas hacia zonas con mayor disponibilidad de recursos (Ballaré et al. 1994, Hutchings y de Kroon 1994). Maddonni et al. (2001) y Girardin y Tollenaar (1994) muestran en cultivos de maíz como las plantas ajustan la orientación de sus hojas para ocupar más eficazmente los espacios entre líneas de siembra. Sin embargo, conviene destacar que algunos autores indican que el éxito de esta estrategia del cultivo podría estar limitado cuando la densidad de las arvenses es muy elevada (Weiner et al. 2001).

En nuestro experimento, la distancia de siembra tampoco afectó sustancialmente la morfología de las arvenses, mientras que en otros trabajos, donde se realizaron simulaciones del efecto de distintos patrones de siembra, la reducción en la distancia entre líneas había dado lugar a un incremento en la altura, la biomasa del tallo y la anchura de las hojas de las arvenses (Munier-Jolain et al. 2014). Nuestro resultado puede explicarse teniendo en cuenta que la distancia de siembra no afectó a la transmisión de la PAR en el estado de ahijamiento, cuando las arvenses comenzaban su desarrollo, y que las diferencias en la PAR_i entre distancias de siembra en el estado de encañado eran reducidas. Esta falta de respuesta de las arvenses y del cultivo a la distancia de siembra parece trasladarse a una ausencia de diferencias en la estructura de la comunidad. La distancia de siembra tampoco condicionó la dispersión de alturas en la comunidad, la distribución vertical del LAI o la contribución de las diferentes especies a la variabilidad del LAI en altura.

Las especies analizadas en nuestro trabajo diferían, sin embargo, en su altura, LAI y LAR. El conjunto de las arvenses menos abundantes, junto con *P. rhoeas* presentaron valores mayores de LAR que *A. sterilis*, en coincidencia con otros trabajos que han puesto de manifiesto que, en general, las gramíneas tienen menores valores de LAR que las especies dicotiledóneas (Storkey 2004, Hallik 2009). Sin embargo, en nuestro experimento, una dicotiledónea, *V. hederifolia*, presentaba valores de LAR inferiores, en todas las distancias de siembra, a los de *A. sterilis*.

El LAI de las arvenses representó alrededor del 20 % del LAI total en la campaña agrícola analizada (2005- 2006). Entre estas especies, *P. rhoeas* fue la que tuvo valores más elevados de LAI, seguida de *A. sterilis*, *G. tricornutum* y *V. hederifolia*, mientras que el resto de las especies (17) representaron, en promedio, solo un 2 % del LAI total. El trigo fue la especie de mayor altura seguida de *A. sterilis* mientras que el resto de las arvenses ocupaban las capas inferiores del dosel, lo que sugiere una cierta estratificación de la vegetación en altura. Al contrario de lo que ocurre en comunidades forestales, en nuestro caso, al tratarse de una

comunidad compuesta sólo por especies herbáceas la estratificación era limitada, lo que también se deduce de los valores reducidos del índice de Gini. Así, es probable que la diferenciación pudiese ocurrir sólo entre especies de talla alta como el cultivo, *A. sterilis*, *P. rhoeas* y otras especies que en algunos marcos pueden haber alcanzado alturas elevadas, como *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl o *Anacyclus clavatus* (Desf.) Pers., y especies de talla reducida como *V. hederifolia* o *L. amplexicaule* o que alcanzaron alturas reducidas en el experimento como *Roemeria hybrida* (L.) DC. y *Fumaria officinalis* L. Sin embargo, hay que tener en cuenta que nuestro cálculo del índice de Gini fue realizado entre especies y no entre individuos, de forma que se consideró un único valor para cada especie presente en el marco, por lo que pudo reducirse la variabilidad intraespecífica existente.

4.2. Respuestas morfofuncionales de las especies arvenses a la disponibilidad de la luz

En nuestro experimento, la variabilidad espacial en la PAR ocurre a una escala de detalle más reducida que la experimentada en las parcelas con diferente distancia de siembra. *P. rhoeas*, *G. tricornutum* y el conjunto de las arvenses menos abundantes, respondieron aumentando su altura ante situaciones de reducida disponibilidad de PAR en el estado de ahijamiento. Esta respuesta representa un compromiso frente a la formación de superficie foliar. Ante situaciones de menor disponibilidad de PAR en el estado de encañado sólo se observa una respuesta por parte de *P. rhoeas* y de *G. tricornutum*. En ambos casos, estas especies respondieron incrementando la superficie foliar a costa del crecimiento en altura. Las especies analizadas, excepto *P. rhoeas*, respondieron aumentando su altura frente a la densidad de vecinos de la misma especie.

Los resultados no muestran una relación entre la disponibilidad de radiación, en ahijamiento o en encañado, y la altura, la superficie foliar o la localización de recursos hacia estos caracteres por parte de *A. sterilis*. En el estado de encañado del cultivo esto podría deberse a que, en varios de los marcos muestreados, los individuos de *A. sterilis* presentaban parte de sus hojas por encima de los 25 cm, altura máxima a la que se midió la PAR. Sin embargo, tampoco se observó una respuesta a la PAR_t medida anteriormente, en el estado de ahijamiento del cultivo, cuando las plantas de *A. sterilis* no superaban en ningún caso la altura a la que se midió la PAR. La ausencia de relación podría sugerir que esta especie no varía su morfología en función de la disponibilidad de luz (PAR_t). Sin embargo, observamos que *A. sterilis* respondió a la densidad de individuos de su misma especie aumentando su altura. La elongación del tallo forma parte de las estrategias de evitación del sombreado que

incluyen también la inhibición del desarrollo de tallos laterales (Ballaré 1999, Ballaré y Casal 2000, Liu *et al.* 2009). Esta respuesta es común en especies intolerantes a la sombra, ante la reducción de los valores de la PAR (Devkota *et al.* 2009, Abraham *et al.* 2014), pero también frente a cambios en la calidad de la radiación transmitida, en concreto, ante una reducción en el cociente rojo/rojo lejano (R:RL). La clorofila absorbe la luz en la región roja del espectro, de forma que la reducción de este cociente es, para las plantas, un indicador de la presencia de vecinos y desencadena la elongación del tallo incluso antes de que se produzca el cierre del dosel (Ballaré *et al.* 1990, Callaway *et al.* 2003). El comportamiento de *A. sterilis* frente a la presencia de vecinos sugiere una respuesta temprana de evitación del sombreo. Esto podría deberse a que *A. sterilis*, en nuestro experimento, germinó antes que otras arvenses y por tanto, sería probable que las condiciones ambientales que desencadenan dichas respuestas actuaran antes que en el resto de las especies.

Por otra parte, *P. rhoeas*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies menos abundantes responden aumentando su altura ante valores reducidos de la PAR_t en el estado de ahijamiento, al igual que ocurre con *A. sterilis*, parece tratarse de una respuesta frente al ambiente lumínico presente en momentos tempranos del crecimiento. Esta apreciación se refuerza ante la falta de relación entre la altura de estas especies y el gradiente de PAR_t en el estado de encañado. Por el contrario, en dicho estado, la estrategia de *P. rhoeas* y *G. tricornutum*, ante la disponibilidad limitada de PAR_t , es aumentar el índice de área foliar. La importancia relativa de esta estrategia se confirma también con la relación positiva entre la PAR y el cociente altura/LAI individual en ese estado.

G. tricornutum, es una especie de hábito trepador que presenta hojas a lo largo de todo el tallo. Este tipo de especies son muy eficientes explorando el espacio, de forma que alargando los entrenudos (elongando el tallo) y apoyándose en otras plantas consiguen situarse en la parte superior del dosel o en zonas abiertas con mayor radiación (Galia Selaya *et al.* 2008, Bauer *et al.* 2010). La elongación del tallo provoca una reducción en el número de hojas por unidad de longitud, lo que se refleja en el compromiso entre la altura y la formación de superficie foliar observado en este experimento. Por otra parte, *G. tricornutum* fue capaz de formar varios tallos laterales de hábito reptante con los entrenudos bastante próximos (observación personal). Esta pudo haber sido su estrategia para incrementar su índice de área foliar en aquellos marcos donde la PAR_t en el estado de encañado era reducida.

Por su parte, *P. rhoeas* mostró una correlación positiva entre los valores de altura y área foliar y entre estos y la biomasa promedio, la correspondiente a un individuo estándar. Esto

sugiere que, en esta especie, no existió necesariamente una reducción en el LAI asociada a la elongación del tallo, sino que en algunos marcos los individuos crecieron en altura, se situaron en estratos elevados del dosel y produjeron suficiente área foliar para obtener una elevada biomasa al final del periodo vegetativo. En el caso del conjunto de las arvenses menos abundantes no se observó una relación entre el gradiente de PAR_t en el estado de encañado y los diferentes caracteres analizados. Este resultado podría deberse a que en este grupo se engloban especies diversas. En conjunto presentan un LAR elevado y una altura que no superó los 20 cm de media. Algunas de ellas son especies que, en la mayor parte de los marcos de muestreo, presentaron una altura reducida y aparecieron en densidades bajas, pero que pueden llegar a ser muy competitivas como *D. sophia* o *Asperugo procumbens* L. Mientras que otras se comportaron como especies de menor entidad, a menudo creciendo por debajo del dosel del cultivo, tal fue el caso de *F. officinalis*, *Polygonum aviculare* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik, *Hypochaeris glabra* Sm. o *L. amplexicalue*.

La respuesta morfofuncional y la forma de crecimiento de *V. hederifolia* sugieren que es una especie adaptada al sombreado, que exhibe un porte rastrero con tallos laterales y una sola capa de hojas situadas horizontalmente. Esta morfología es propicia en situaciones de baja radiación para evitar el solapamiento entre hojas y el auto-sombreado (Caton et al. 2001, Niinemets 2010), aunque el gasto en estructuras de sostén se incrementa (Anten 2005). Al contrario que otras especies, *V. hederifolia* muestra una correlación positiva entre su altura y la disponibilidad de PAR en el estado de ahijamiento. Una mayor altura en esta especie se traduce en una disposición vertical de los tallos, aunque nunca superando los 25 cm de altura, con un posicionamiento de las hojas más erecto (observación personal). Sin embargo, esta estrategia no contribuyó a una mayor biomasa de esta especie, como sugiere la relación negativa entre altura y biomasa promedio, en este experimento. En esta arvense, la correlación positiva entre la altura y la densidad de la especie, sugiere que disponer los tallos en la vertical puede ser una respuesta de evitación de los vecinos. En general, las especies tolerantes al sombreado se localizan en los estratos inferiores del dosel (Sterck et al. 2001, Kohyama et al. 2003) y afrontan las limitaciones específicas al crecimiento en altura desarrollando mecanismos fisiológicos, morfologías o cambios en la inclinación de tallos y hojas (Niinemets y Fleck 2002) que les permiten mantener la ganancia de carbono (Anten y Hirose 1999, Werger et al. 2002).

4.3. Relaciones entre la disponibilidad de la luz y la biomasa de las especies arvenses

En general, se espera que los individuos sometidos a valores reducidos de PAR o del cociente R:RL muestren menores valores de biomasa (Gramig y Stoltenberg 2009, Munier-Jolain et al. 2014). En nuestro trabajo hemos detectado que las especies analizadas no sólo responden al ambiente lumínico, sino también a la densidad de los vecinos, especialmente a la densidad de los de su misma especie. En concreto, *P. rhoeas*, *G. tricornutum* y *V. hederifolia*, mostraron una reducción de su biomasa individual conforme aumentaba la densidad de los individuos de la misma especie. No hemos detectado, en cambio, una relación entre la biomasa promedio, en las especies analizadas, y el gradiente de PAR_t observado en el experimento. Sin embargo, los valores elevados de biomasa se relacionan con unos determinados caracteres en cada especie. En concreto, con el incremento en altura en *P. rhoeas* y en el conjunto de especies menos abundantes, con el aumento en el LAI en *A. sterilis*, *P. rhoeas* y el conjunto de especies menos abundantes, y con una menor altura en *G. tricornutum* (o una tendencia a tener menor altura en *V. hederifolia*). En ocasiones, el desarrollo de una estrategia de evitación del sombreado, por ejemplo la elongación del tallo, no se relaciona con una mayor obtención de biomasa como sucede en *A. sterilis*. Esto sugiere que no existe, necesariamente, una relación entre la evitación del sombreado y la ganancia de biomasa, y que las estrategias que favorecen la producción de biomasa varían entre las especies, y en función del ambiente lumínico (Bell y Sultan 1999, Gubsch et al. 2011).

La variabilidad entre las arvenses en la arquitectura del dosel, en la altura máxima y en sus estrategias en respuesta al gradiente de PAR_t observado, sugiere la existencia de diferentes estratos en la estructura vertical de la vegetación arvense en un cultivo. Esta diferenciación tiene implicaciones para la persistencia de las diferentes especies en los agrosistemas, para la función que las diferentes especies tienen en estos, así como para el diseño de estrategias de manejo de la comunidad arvense.

5. Conclusiones

Nuestros resultados sugieren que la variación en la distancia de siembra tiene un efecto reducido sobre la transmisión de la radiación a través del dosel del cultivo. Las diferencias sólo fueron observables en el estado de encañado y entre las distancias de 7 (o 12 cm) y la

distancia de 17 cm. Estas diferencias no estuvieron asociadas a cambios en las variables morfofuncionales del cultivo o de las especies arvenses. Sin embargo, estas variaron su morfología en relación a la variabilidad espacial en la PAR transmitida ocurrida a la escala de detalle de los marcos de muestreo. Las especies arvenses incrementaron su altura ante la disponibilidad reducida de radiación en un estado temprano (ahijamiento) y/o ante la presencia de vecinos de la misma especie. Esta estrategia puede considerarse una forma de evitación del sombreado. En un estado posterior (encañado) la disponibilidad de PAR transmitida se asocia negativamente al incremento en la superficie foliar en dos de las especies analizadas (*P. rhoeas* y *G. tricornutum*). La biomasa producida por las distintas especies no estuvo asociada a la disponibilidad de radiación, sino que esta se relacionó con ciertos valores en los caracteres morfofuncionales que variaron entre especies.

6. Anexo

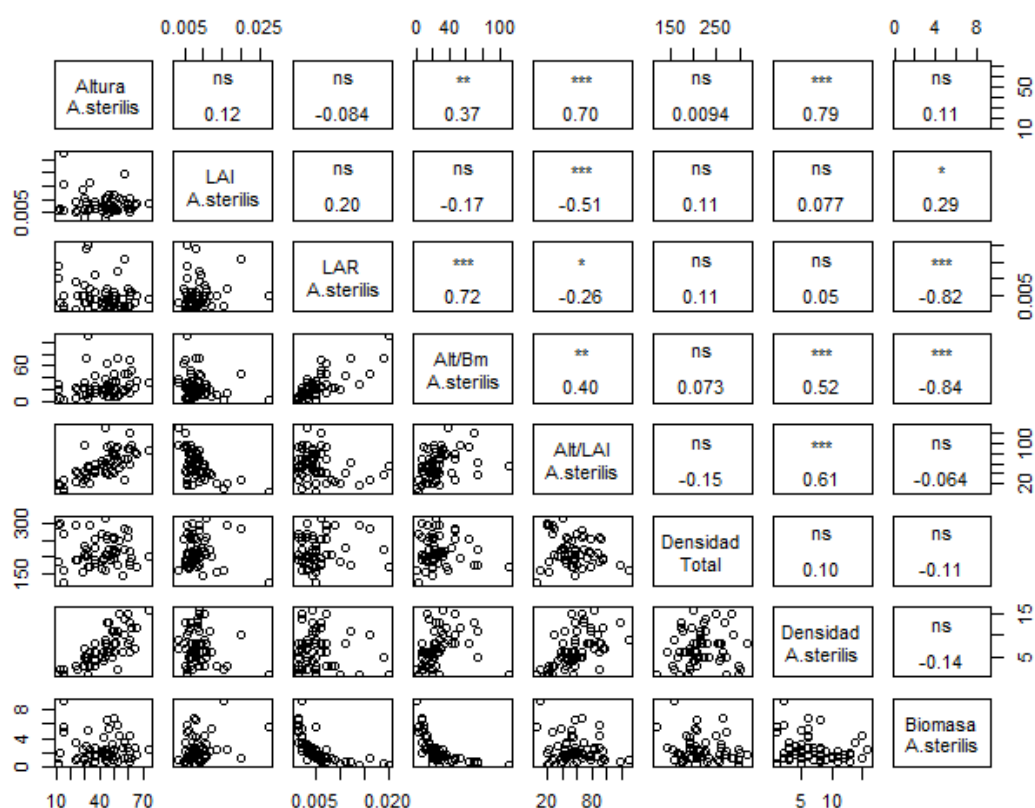


Figura 1 Anexo. Relaciones entre diversas variables morfofuncionales de *A. sterilis* (altura, LAI, LAR, altura/biomasa y altura/LAI), la densidad total de individuos arvenses, la densidad de individuos de la misma especie y la biomasa promedio de estos (correspondiente a un individuo estándar) registradas en 60 marcos en el experimento. Los valores de LAI (índice de área foliar) y LAR (cociente de área foliar) son valores medios correspondientes a un individuo estándar de la especie en el marco. Alt/Bm, cociente entre altura y biomasa media; Alt/LAI cociente entre la altura y el LAI de un individuo. Los paneles inferiores muestran gráficamente las relaciones y en los paneles superiores aparece el valor de correlación de Spearman y la significación del mismo (*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; · $p < 0,1$; ns $p > 0,1$). Las unidades son: altura (cm), LAI (m^2/m^2), LAR (m^2/g), Alt/Bm (cm/g), Alt/LAI (m^2/m), densidad (individuos/ $0,25 \text{ m}^2$) y biomasa (g).

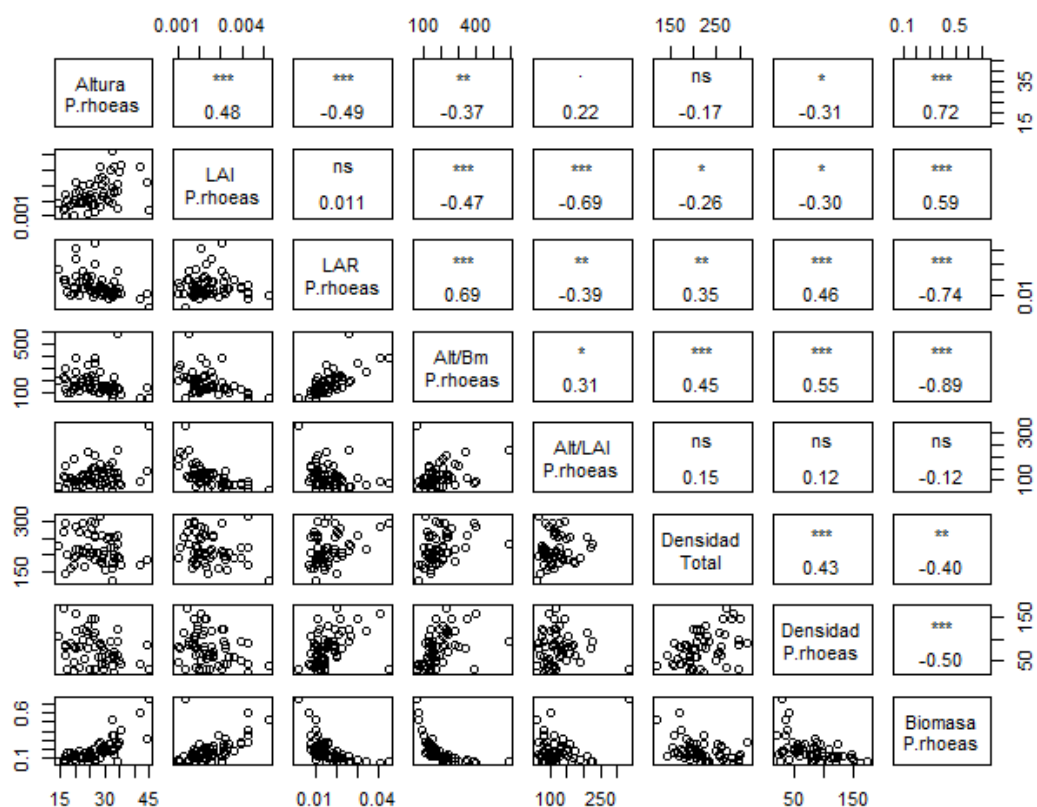


Figura 2 Anexo. Relaciones entre diversas variables morfofuncionales de *P. rhoeas*, la densidad total de individuos arvenses, la densidad de individuos de la misma especie y la biomasa promedio de los mismos. Las relaciones se especifican en detalle en la leyenda de la Figura 1 Anexo.

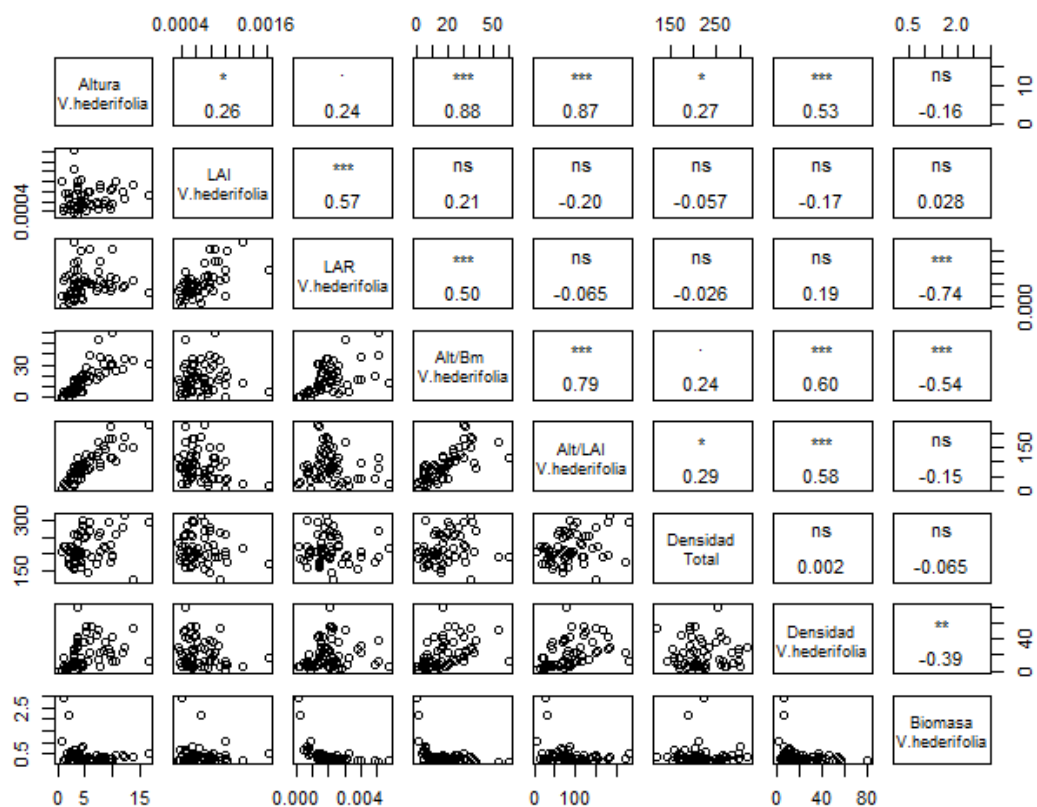


Figura 3 Anexo. Relaciones entre diversas variables morfofuncionales de *V. hederifolia*, la densidad total de individuos arvenses, la densidad de individuos de la misma especie y la biomasa promedio de los mismos. Las relaciones se especifican en detalle en la leyenda de la Figura 1 Anexo.

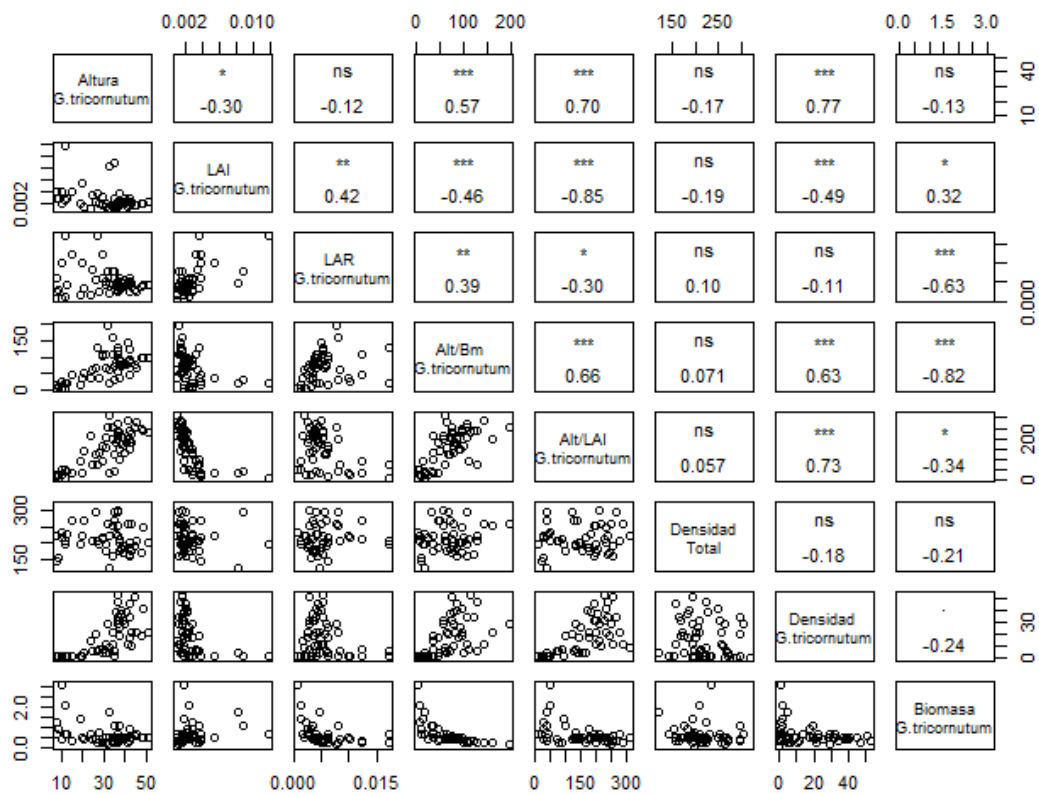


Figura 4 Anexo. Relaciones entre diversas variables morfofuncionales de *G. tricornutum*, la densidad total de individuos arvenses, la densidad de individuos de la misma especie y la biomasa promedio de los mismos. Las relaciones se especifican en detalle en la leyenda de la Figura 1 Anexo.

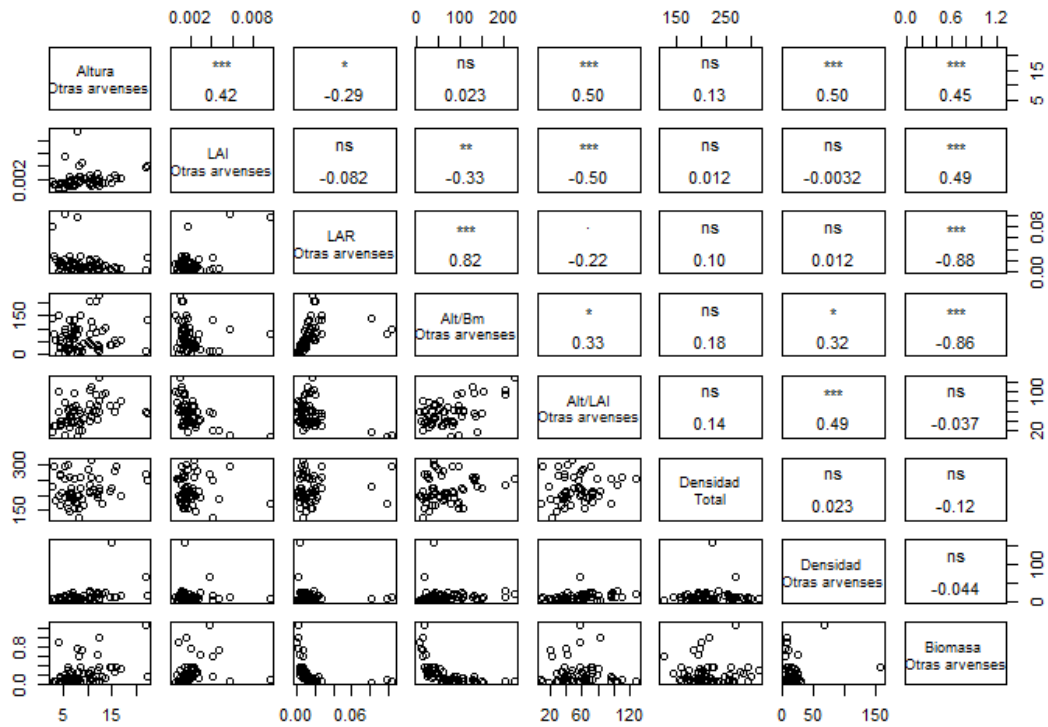


Figura 5 Anexo. Relaciones entre diversas variables morfofuncionales de las especies arvenses menos abundantes, la densidad total de individuos arvenses y la densidad y biomasa promedio (correspondiente a un individuo estándar) para el conjunto de estas especies. Las relaciones se especifican en detalle en la leyenda de la Figura 1 Anexo.

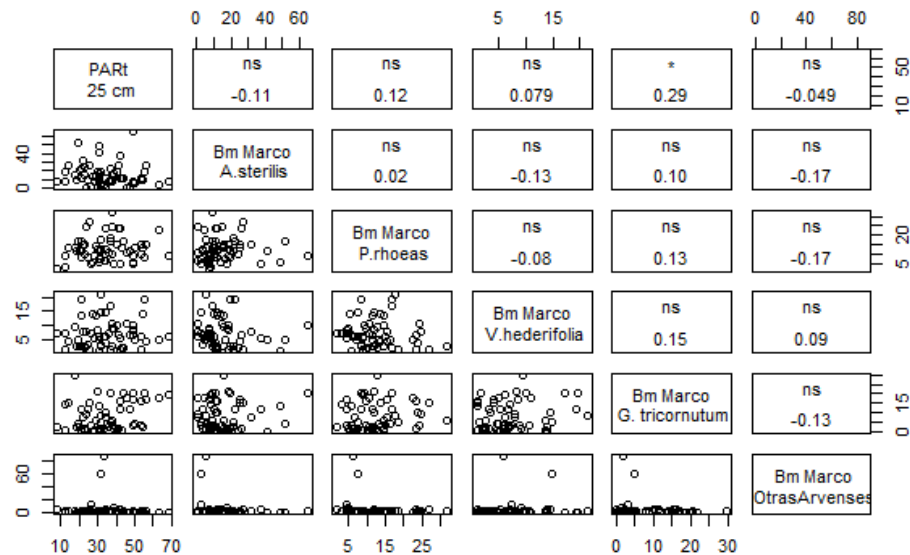


Figura 6 Anexo. Relaciones entre el % de PAR transmitida (PAR_t) hasta 25 cm de altura y la biomasa total de *A. sterilis*, *P. rhoeas*, *V. hederifolia*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies arvenses menos abundantes encontrada en cada marco (Bm Marco; g/0,25 m²). Los paneles inferiores muestran gráficamente las relaciones y en los paneles superiores aparece el valor de correlación de Spearman y la significación del mismo (*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; · $p < 0,1$; ns $p > 0,1$).

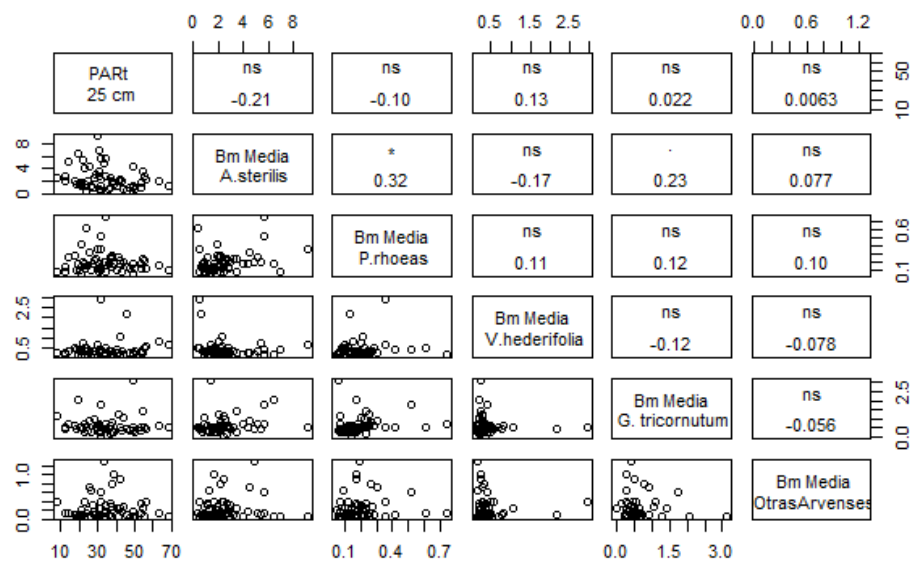


Figura 7 Anexo. Relaciones entre el % de PAR transmitida (PAR_t) hasta 25 cm de altura y la biomasa correspondiente a un individuo estándar (Bm Media) de *A. sterilis*, *P. rhoeas*, *V. hederifolia*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies menos abundantes en los marcos muestreados ($g/0,25 m^2$). Los paneles inferiores muestran gráficamente las relaciones y en los paneles superiores aparece el valor de correlación de Spearman y la significación del mismo (*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; · $p < 0,1$; ns $p > 0,1$).

CAPÍTULO 5. RESPUESTA DE LA COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y DE LA DIVERSIDAD DE LAS COMUNIDADES ARVENSES A LA DISTANCIA DE SIEMBRA DE UN TRIGO DE INVIERNO

1. Introducción

Las especies arvenses son componentes fundamentales de los sistemas agrarios donde forman comunidades relativamente diversas que aportan riqueza vegetal a estos sistemas. A una escala regional, la variabilidad mesoclimática, tipo de suelo, régimen hídrico o altitud, así como la estacionalidad son algunos de los factores que condicionan la composición florística y la diversidad de las comunidades arvenses (Hallgren *et al.* 1999, Lososová *et al.* 2004, Cimalova y Lososova 2009, Pinke *et al.* 2010). A una escala local, el tipo de cultivo (Cimalova y Lososova 2009, Marshall 2009), la estructura del paisaje (Gabriel *et al.* 2005, Gaba *et al.* 2010), y especialmente el tipo de manejo y la intensidad del mismo (Pysek *et al.* 2005, Gabriel *et al.* 2006, José-María *et al.* 2010) suelen ser los factores principales.

En relación a las prácticas agrícolas, cualquier manejo supone un filtro ambiental que favorece, o desfavorece, ciertos caracteres o especies en la comunidad vegetal. Aunque el efecto de algunos tipos e intensidades de manejo sobre la composición florística y la diversidad de las comunidades arvenses puede ser reducido, otros pueden tener un gran impacto (Storkey *et al.* 2012). En Europa, la intensificación de la agricultura en el siglo XX y especialmente el incremento del uso de herbicidas redujo las poblaciones de las especies arvenses más sensibles, y en otras, provocó la selección de biotipos resistentes a estos compuestos químicos (Sutcliffe y Kay 2000, Fried *et al.* 2009, Andreasen y Streibig 2011, Storkey *et al.* 2012). Algunas prácticas de manejo, como el tipo de laboreo o la fertilización, cambian el orden de abundancias de las especies. Así, las especies perennes suelen ser más abundantes en campos no labrados, mientras que las anuales lo son en aquellos sujetos a un laboreo intensivo (Derksen *et al.* 1993, Derksen *et al.* 1995, Zanin *et al.* 1997, Andreasen y Stryhn 2008). De igual forma, algunas leguminosas incrementan su frecuencia en aquellos sistemas donde la fertilización es reducida (van Elsen 2000). Dependiendo del cultivo

sembrado, la composición florística de la comunidad arvense también puede verse modificada. Por ejemplo, es sabido que la abundancia de especies arvenses anuales de germinación otoñal e invernal se incrementa cuando se siembran cereales de invierno (Andreasen y Streibig 2011).

Varios trabajos han sugerido que la agricultura ecológica puede tener efectos positivos sobre la riqueza de la flora arvense, sobre todo a largo plazo (Hyvönen *et al.* 2003, Bengtsson *et al.* 2005, Roschewitz *et al.* 2005). Sin embargo, en ocasiones, las técnicas empleadas en este tipo de agricultura para el manejo de las plantas arvenses pueden ser muy intensivas (Gabriel *et al.* 2013). Por tanto, la respuesta de la composición y de la diversidad de las comunidades arvenses a las técnicas de manejo sigue siendo un tema complejo, objeto de actualidad técnica y científica.

En cultivos ecológicos de cereal, una opción de manejo de la vegetación arvense consiste en modificar la distribución espacial del cultivo a fin de optimizar el uso de recursos y mejorar su competencia con las arvenses. Se trata de una estrategia coherente con los principios de la agricultura ecológica y, al contrario que otras técnicas empleadas como la escarda con aperos de labranza, no implica un uso adicional de maquinaria, con el consiguiente ahorro en gastos de combustible y la disminución en la compactación del terreno. Sin embargo, su efecto sobre la estructura de las comunidades arvenses no se ha analizado con suficiente rigor científico. En este trabajo pretendemos afrontar este reto, estudiando el efecto del patrón de distribución espacial del cultivo en la parcela sobre la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses presentes en un cultivo de trigo.

Podemos pensar que el efecto analizado será consecuencia del cambio en la abundancia de los recursos (luz, agua o nutrientes), asociado al patrón espacial del cultivo. Las diferencias en dicha abundancia condicionan la diversidad de las comunidades y la coexistencia de las especies a diferentes escalas (Mittelbach *et al.* 2001). A menudo la relación entre la diversidad y la abundancia de recursos presenta una forma unimodal, tal que la máxima diversidad se alcanza a niveles intermedios de abundancia de recursos (Connell 1978, Huston 1994, Pineda y Montalvo 1995, Cardinale *et al.* 2009a). Igualmente, se ha observado una pérdida de diversidad y cambios en la composición de especies conforme se reduce el número de recursos limitantes en un sistema (Harpole y Tilman 2007). La diversidad, por tanto, se asocia a una cierta limitación en la abundancia de recursos tal que permite la coexistencia de especies con diferentes requerimientos y habilidades competitivas. Esto es

debido a que la eficiencia en el aprovechamiento de un recurso impone un compromiso respecto a la eficiencia en la obtención de otros (*trade-off*), lo que impide a una especie ser igualmente competitiva por todos los recursos. Cuando la abundancia de un recurso limitante se incrementa, la especie con mayor habilidad competitiva en la obtención del mismo tiende a incrementar su dominancia en la comunidad, con la consiguiente pérdida de diversidad (Isbell *et al.* 2013). Por otra parte, si la coexistencia de las especies depende de los compromisos creados en la competencia por diferentes recursos limitantes, sus abundancias relativas variarán dependiendo del recurso cuya abundancia se incremente. Esto parece indicar que no sólo es importante la abundancia de un recurso, sino la abundancia relativa del mismo frente al resto. En el contexto de las relaciones entre el cultivo y las especies arvenses y el manejo de estas, parece de interés determinar la relación entre la diversidad y la composición florística de estas comunidades, y la abundancia, y la proporcionalidad en la abundancia, de los principales recursos que limitan la producción de biomasa.

1.1. La diversidad de las comunidades arvenses y el funcionamiento del agrosistema: la producción de biomasa del cultivo y de las especies arvenses

En el contexto de la agricultura ecológica se enfatiza la necesidad de que el manejo mantenga la mayor diversidad biológica posible (Stockdale *et al.* 2001). Esta idea asume una relación causa - efecto entre la diversidad y la calidad ambiental o la sostenibilidad del sistema. Esta asunción suele basarse en un conocimiento empírico, pero a menudo carece de concreción científica (Lawton 1994, Mittelbach *et al.* 2001, Moonen y Bàrberi 2008). El interés en proteger las especies arvenses en los agrosistemas puede cimentarse en cuestiones relacionadas con la protección del medio, en los valores culturales, tradicionales, intrínsecos o estéticos de estas especies. Sin embargo, los esfuerzos de conservación parecen más justificados si se asocia la diversidad de estas comunidades a funciones o procesos concretos de los agrosistemas (Moonen y Bàrberi 2008). Generalmente, la funcionalidad de las especies arvenses en los agrosistemas ha sido estudiada desde el punto de vista de sus interacciones con otros taxones. El polen, el néctar, las hojas y los tallos de las plantas arvenses sirven de alimento para una gran variedad de insectos, y sus semillas son depredadas por aves, roedores y hormigas que habitan los campos de cultivo (Marshall *et al.* 2003, Westerman *et al.* 2003, Davis y Raghu 2010, Petit *et al.* 2011). Algunas de esas interacciones resultan beneficiosas o neutrales para el funcionamiento del sistema agrario; por ejemplo, las semillas de algunas de estas especies son un recurso alimentario

para aves y para carábidos omnívoros depredadores de plagas del cultivo (Petit *et al.* 2011). En otros casos, las relaciones pueden ir en detrimento de la producción del cultivo, por ejemplo, las semillas de algunas especies arvenses pueden actuar como reservorio de patógenos de plantas (Franke *et al.* 2009). Sin embargo, el efecto de la diversidad de las comunidades arvenses sobre procesos ecosistémicos directamente relacionados con la producción del cultivo, o de las especies arvenses, es aún poco conocido (Hawes *et al.* 2010, Poggio y Ghera 2011).

En las últimas décadas numerosos estudios han tratado de comprender la relación entre la diversidad de las comunidades de plantas herbáceas y diversos procesos funcionales, con especial énfasis en la producción primaria (Reich *et al.* 2001, Tilman *et al.* 2001, Van Ruijven y Berendse 2003, Hooper *et al.* 2005, Spehn *et al.* 2005, Mokany *et al.* 2008, Marquard *et al.* 2009, Schmidtke *et al.* 2010). Varios de estos estudios muestran una relación positiva entre los valores de producción y la diversidad biológica (Hooper y Vitousek 1997, Tilman *et al.* 2001, Spehn *et al.* 2005, Allan *et al.* 2011, Bonin y Tracy 2012).

Este resultado podría diferir en sistemas agrarios donde la especie dominante es el propio cultivo, los manejos realizados suponen un filtro importante para la diversidad vegetal, y el enfoque se centra en promover la productividad de la especie cultivada. En este caso, es interesante analizar si la diversidad de la vegetación arvense interfiere con la producción de biomasa por parte del cultivo. El aumento en la diversidad de las comunidades arvenses puede suponer un cambio en las relaciones interespecíficas y también, una mejora en la eficiencia en el uso de algunos recursos limitantes (Reich *et al.* 2001, Cardinale *et al.* 2007). Si se cumpliera esta última circunstancia, podría incidir de manera negativa sobre la producción del cultivo. Por otra parte, un aumento en la diversidad de las comunidades de arvenses podría relacionarse con una reducción en la dominancia de aquellas especies más competitivas con el cultivo. Si así fuese, un aumento de la diversidad podría incidir de manera positiva en la producción del cultivo. En cualquier caso, podemos asumir que un cambio en la diversidad de las comunidades de arvenses promueve una respuesta de las características productivas del cultivo, circunstancia que es analizada en este estudio.

1.3. Objetivos

En este capítulo se abordan tres objetivos concretos:

- (1) Caracterizar el efecto de la distancia de siembra sobre la estructura (composición florística y diversidad biológica) de las comunidades arvenses. A este respecto, nuestra

hipótesis es que la variación en la distancia de siembra puede suponer un cambio en la utilización de los recursos por parte del cultivo, así como en las relaciones interespecíficas entre este y las arvenses, dando lugar a cambios en la diversidad y la composición de dicha comunidad.

(2) Caracterizar la relación entre la abundancia y proporcionalidad de recursos básicos para la producción primaria (luz, nutrientes y humedad del suelo; condicionados por la distancia de siembra) y la estructura de las comunidades arvenses (composición florística y diversidad biológica). Nuestra hipótesis es que la abundancia de algún recurso concreto, así como la repartición de la abundancia de los diferentes recursos podría, en parte, explicar los cambios de diversidad de las comunidades arvenses y su composición florística.

(3) Caracterizar la relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la producción primaria del cultivo y de las especies arvenses. Nuestra hipótesis es que en algunos sistemas agrarios la diversidad de especies arvenses podría no afectar significativamente a la producción del cultivo, lo que abriría nuevas posibilidades para un manejo más sensato de estas especies.

Para abordar estos objetivos en condiciones de agricultura ecológica, se llevó a cabo un experimento durante tres campañas agrícolas, en el que se modificó la distancia de siembra de un trigo de invierno (*Triticum aestivum*) y se registró la abundancia de las diferentes especies arvenses para caracterizar así la composición florística y la diversidad biológica de estas comunidades. Se registraron variables productivas del cultivo y de las especies arvenses y se midió el porcentaje de radiación transmitida a través del cultivo y el contenido en nutrientes y en humedad del suelo.

2. Métodos

2.1. Diseño experimental y variables registradas

En este capítulo se utilizaron datos obtenidos en las tres campañas agrícolas que duró el experimento: 2003-2004, 2004-2005 y 2005-2006. Los datos corresponden a variables registradas en el estado de encañado del cereal (abril). El diseño general del experimento se explica en detalle en el capítulo 2 de Métodos Generales, aunque aquí se hace una breve descripción del mismo. En todas las campañas, el diseño del experimento fue en bloques al azar con tres repeticiones y un tratamiento, la distancia de siembra del trigo. La parcela

donde se situaba el experimento estaba dividida en dos zonas sometidas a una rotación de cereal – leguminosa. Las parcelas experimentales se situaban cada año en la zona que el año precedente había sido sembrada con un cultivo de leguminosa: veza (*Vicia sativa* L.). Los niveles del tratamiento fueron tres o cuatro dependiendo de la campaña (campaña 2003-2004: siembra “a voleo” y a distancias de 7 y 12 cm entre líneas de siembra; campaña 2004-2005: distancias entre líneas de siembra de 7,12 y 17 cm; campaña 2005-2006: siembra “a voleo” y a distancias de 7, 12 y 17 cm entre líneas). En todos los casos las unidades de muestreo fueron marcos de 0,5 x 0,5 m. En cada una de las parcelas se muestrearon 5 marcos. Se midió la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y se extrajeron muestras de suelo para determinar la cantidad de nitrógeno (NO_3^-), de fósforo soluble (P; no en la campaña 2005-2006) y el porcentaje de humedad gravimétrica. Además, se obtuvo la altura, cobertura y biomasa del trigo y de cada una de las especies arvenses, así como la densidad de estas últimas.

La PAR se midió con un ceptómetro (SunScan Canopy Analyser; Delta-T Devices, Cambridgeshire, Reino Unido) a tres alturas: nivel de suelo, 15 cm y 25 cm (sólo a nivel de suelo y a 15 cm en la campaña 2003-2004), tal y como se describió en el capítulo 4. Las tres medidas se expresan como el porcentaje de radiación que llega hasta la altura considerada (PAR_t).

En tres de los cinco marcos dispuestos en cada parcela se tomaron muestras de suelo, a 20 cm de profundidad, con una sonda de 2,7 cm de diámetro. En las campañas 2004-2005 y 2005-2006 se tomaron cuatro muestras en cada uno de los tres marcos en dos posiciones: dos en la línea del cereal y dos en el espacio entre líneas. En la siembra “a voleo” el espacio entre líneas se consideró como el espacio entre dos plantas de cereal. En la campaña 2003-2004, sólo se recogieron muestras en el espacio entre líneas del cereal. Dos de las muestras, una extraída de la línea y otra del espacio entre líneas (una en el caso de la campaña 2003-2004) sirvieron para determinar el porcentaje de humedad del suelo. El resto de muestras de cada marco se usó para analizar el contenido en nutrientes. El porcentaje de humedad se obtuvo mediante un análisis gravimétrico. Las muestras de suelo fueron mantenidas en recipientes herméticos, y en nevera, hasta la llegada al laboratorio. Allí se pesaron inmediatamente, se secaron en estufa durante 24 horas a 105°C, y se pesaron. El porcentaje de humedad contenido en cada muestra se obtuvo como $(\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}) \times 100 / (\text{Peso seco})$. Para determinar el contenido en nitratos y fósforo de los suelos, el resto de las muestras se llevaron al laboratorio, se dejaron secar al natural sobre papel de filtro y

se pasaron por tamiz (2 mm). La extracción del nitrato se realizó con una solución de sulfato de calcio (CaSO_4) 0,01 M. La solución se mantuvo en agitación durante 30 minutos. El extracto se filtró (8 μm) y se mantuvo en nevera a 2-3°C hasta la determinación de las muestras que se realizó dentro de las siguientes 28 horas después de la extracción. La determinación se realizó en el Centro de Ciencias Medioambientales de Madrid (CSIC) mediante un autoanalizador siguiendo el método descrito por Díez (1985). Para la determinación del contenido en fósforo del suelo se extrajo el fosfato con bicarbonato sódico y se determinó colorimétricamente mediante el método de Olsen (Olsen *et al.* 1954). Por un problema durante el análisis, los valores de P en la campaña 2005-2006 no pudieron obtenerse.

En cada marco, se anotó el número de individuos de cada especie arvense y se estimó visualmente la cobertura de cada especie por separado así como la del trigo. La altura del cultivo y de cada especie arvense se registró en cuatro individuos en cada marco (o cuando hubo menos individuos en aquellos presentes). El promedio de estos valores representó la altura de la especie en el marco. La altura del conjunto de las especies arvenses en el marco se obtuvo como el promedio de la altura de las especies presentes ponderado por su abundancia.

Para obtener la biomasa de las especies arvenses se cortaron, al nivel del suelo, todos los individuos presentes en el marco y en el laboratorio se separaron por especies (campaña 2003-2004: *A. sterilis* y resto de especies arvenses; campaña 2004-2005: *A. sterilis*, *P. rhoeas* y resto de especies arvenses; campaña 2005-2006: *A. sterilis*, *P. rhoeas*, *V. hederifolia*, *G. tricornutum* y resto de especies arvenses). Las muestras se secaron en estufa durante 24 horas a 80°C. Posteriormente, se obtuvo su peso seco hasta una precisión de miligramo. De manera similar se obtuvo la biomasa del cultivo. La biomasa registrada corresponde a la biomasa acumulada desde la siembra del cultivo hasta la fecha de corte y puede, por tanto, considerarse un indicador de la producción primaria de la vegetación para el periodo de crecimiento vegetativo. El biovolumen del cultivo y de cada una de las especies arvenses se calculó multiplicando la altura media de la especie por su cobertura. El biovolumen del conjunto de las especies arvenses se calculó sumando el de todas las especies presentes en cada marco. Todas las variables anteriores se refirieron a la unidad de muestreo (marcos de 0,5 x 0,5 m).

Los valores de abundancia registrados para cada especie en cada uno de los marcos se utilizaron para calcular tres índices de la diversidad de las comunidades arvenses (Magurran

2004): la riqueza (S), el exponente del índice de Shannon $e^{H'}$ (donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener expresado en Nat) y el índice de equitatividad de Pielou (J).

2.2. Métodos numéricos

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el entorno de R (R Development Core Team 2011).

2.2.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

Las diferencias entre distancias de siembra en los valores del exponente del índice de Shannon ($e^{H'}$) y del índice de equitatividad de Pielou (J) se analizaron mediante modelos generales lineales mixtos, mientras que las diferencias en los valores de riqueza se analizaron mediante modelos generalizados lineales mixtos con una distribución de errores de Poisson. En cada caso, los modelos incluyeron la variable: distancia de siembra como efecto fijo, y la variable: bloque como efecto aleatorio. Los análisis se realizaron separadamente para cada campaña. Los modelos se ajustaron mediante la función `lme` de la librería `nlme` (Pinheiro et al. 2012). Las asunciones de normalidad y homogeneidad de los residuos se comprobaron gráficamente. Cuando fue necesario, la comparación de medias se llevó a cabo con el test de Tukey mediante la función `lsmeans` de la librería del mismo nombre (Lenth 2014). Para determinar el efecto de la distancia de siembra sobre la composición de las comunidades arvenses se utilizó un MANOVA no paramétrico. Este análisis parte de una matriz de distancias creada a partir de la matriz de datos original y divide la variación existente, en la matriz de distancias, entre las distintas fuentes de variación ajustando modelos lineales. La significación de cada factor se obtiene con pseudo F-ratios, creados mediante múltiples permutaciones. Los análisis se realizaron separadamente para cada una de las campañas. En cada caso, la abundancia de cada una de las especies arvenses en los marcos de muestreo constituyó la matriz de datos original. Sólo aquellas especies presentes en el 10%, o más, de los marcos se incluyeron en el análisis. La matriz de distancias se obtuvo mediante el índice de Bray-Curtis. Para contemplar el diseño del experimento, en bloques al azar, y obtener una estimación correcta del F-ratio del factor distancia de siembra las permutaciones se restringieron dentro de cada bloque. Los análisis se llevaron a cabo mediante la función `adonis` de la librería `vegan` (Oksanen et al. 2012).

2.2.2. Caracterización ecológica de la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

Para analizar la relación entre la diversidad biológica de las comunidades arvenses (medida como S , e^H y J) y ciertas variables ambientales se utilizaron, como unidad de análisis, los marcos de muestreo ($0,25 \text{ m}^2$; $n=45$ campañas 2003-2004 y 2004-2005; $n=60$, campaña 2005-2006), independientemente de la distancia de siembra. Esto se justifica por la percepción, corroborada posteriormente en los resultados, de que la variabilidad de la composición florística de las comunidades arvenses se expresaba a una escala de mucho mayor detalle espacial que la generada por el patrón de distancias de siembra.

Las variables ambientales analizadas fueron: la PAR transmitida (PAR_t) hasta el nivel del suelo, hasta 15 y hasta 25 cm, una medida sintética que representa la distribución de la PAR a través del dosel (el coeficiente de variación entre las tres medidas anteriores), el porcentaje de humedad gravimétrica del suelo, el contenido en NO_3^- y P del suelo y el biovolumen del cultivo. Estas variables se seleccionaron por su relación con el uso que la vegetación hace de la luz, del agua, de los nutrientes del suelo y del espacio disponible, componentes imprescindibles para el desarrollo de la vegetación. Se pretende con ello detectar una respuesta de la diversidad biológica de la vegetación arvense a las condiciones, más o menos limitantes, impuestas por el medio geofísico propio de cada marco muestreado. Dado que no se controlan experimentalmente las variables ambientales registradas, se consideró adecuado analizar la relación de estas con la diversidad de las comunidades arvenses mediante correlaciones de Pearson. Los análisis se llevaron a cabo separadamente para cada campaña.

Se analizó también la relación entre la diversidad, la abundancia total de recursos en cada marco (referida como la variable α) y la proporcionalidad en la abundancia de los mismos (referida como la variable θ). Para ello se siguió el procedimiento descrito en Cardinale *et al.* (2009b). La variable α puede mostrar valores negativos o positivos. Los marcos con valores de α muy negativos indican una escasez de recursos en relación al resto de los marcos analizados, mientras que elevados valores positivos sugieren una mayor abundancia relativa. Por otra parte, θ puede interpretarse y dibujarse como un ángulo con un valor mínimo de 0 grados, cuando todos los recursos están perfectamente equilibrados y un valor máximo de 90 grados, cuando existe un claro desequilibrio, es decir, cuando en el marco, la escasez de unos recursos está compensada por el exceso de otros. El valor de θ se mide en relación a la variabilidad encontrada entre marcos. Las variables utilizadas para calcular α y

θ fueron PAR_t a 25 cm (a 15 cm en 2003-2004), el porcentaje de humedad gravimétrica, el contenido en NO_3^- y P del suelo (sólo en las dos primeras campañas). Para los cálculos de las covarianzas se utilizaron correlaciones de Pearson. Los análisis se llevaron a cabo separadamente para cada campaña.

Las variables ambientales consideradas también se relacionaron con las tendencias principales de variación de la composición florística de las comunidades arvenses. Para ello, en cada campaña se realizó un análisis multivariante de ordenación de los marcos de muestreo, en función de su composición florística, utilizando los valores de abundancia de cada especie arvense. El método de ordenación utilizado fue un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA). En todos los casos se fijó a 2 el número de ejes interpretados. En los análisis se excluyeron aquellas especies con una frecuencia de aparición menor al 10% en el conjunto de los marcos muestreados. Así, la ordenación se realizó con 6 (campaña 2003-2004), 8 (campaña 2004-2005) y 13 especies (campaña 2005-2006). El DCA se realizó mediante la función *decorana* de la librería *ade4* (Dray y Dufour 2007). Los principales ejes de la ordenación se interpretaron y caracterizaron mediante las variables ambientales consideradas (la PAR_t , el coeficiente de variación de la PAR , el porcentaje de humedad gravimétrica, el contenido en NO_3^- y P del suelo y el biovolumen del cultivo) así como mediante los diferentes índices de diversidad calculados sobre las comunidades de cada marco (S , $e^{H'}$ y J). Para ello se utilizaron correlaciones de Pearson. También se utilizó este procedimiento para relacionar la abundancia de las especies arvenses con las coordenadas de los ejes de la ordenación.

Se comprobó también si la composición de las especies arvenses, en los marcos de muestreo, mostraba un patrón anidado (encajado). Es decir, si las especies que aparecen en los marcos con menor riqueza son un subconjunto de aquellas que aparecen en los marcos más diversos. De esta forma los marcos con menor número de especies serían aquellos en los que sólo aparecen especies “comunes”, mientras que los marcos más diversos contendrían esas especies comunes al conjunto de marcos junto con otras menos frecuentes. El grado de anidamiento se calculó mediante la métrica NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008) del programa *Aninhado* (Guimaraes y Guimaraes 2006). El análisis parte de una matriz binaria (presencia/ausencia de las especies x marcos). La métrica NODF cuantifica si un determinado arreglo de la matriz (la matriz más ordenada) se acerca a un patrón de anidamiento perfecto (NODF=100).

Los valores NODF obtenidos para las matrices reales en cada campaña se compararon con los obtenidos mediante permutaciones de las matrices atendiendo a dos modelos nulos: E_r , donde las presencias se asignan aleatoriamente a cualquier celda dentro de la matriz y C_e , donde la probabilidad de que una celda a_{ij} muestre una presencia es:

$$\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R} \right) / 2$$

donde P_i es el número de presencias en la fila i y P_j el número de presencias en una columna j , C es el número de columnas y R el número de filas. La relación entre el patrón anidado de los marcos y las variables ambientales se analizó mediante correlaciones de Spearman. Las variables utilizadas fueron el ranking de los marcos en la matriz más ordenada (donde los valores aumentan conforme los marcos son un subconjunto de otros más diversos) y la PAR_t medida a 25 cm (a 15 cm en 2003-2004), el porcentaje de humedad gravimétrica, el contenido en NO_3^- y P del suelo (sólo en las dos primeras campañas), así como las variables a y θ .

2.2.3. Relación entre aspectos de la estructura de las comunidades arvenses y la biomasa del cultivo y de las especies arvenses

La relación entre las métricas de diversidad biológica (S , e^H y J), las tendencias principales de variación en la composición florística de las comunidades arvenses (dos primeros ejes del DCA), y la biomasa del cultivo y de las arvenses se analizó mediante modelos generales lineales, independientemente para cada campaña. Destacamos que en este estudio, la biomasa aérea del trigo y de las arvenses, registrada en el estado de encañado del cereal, puede ser interpretada también como un indicador de la producción vegetal durante el tiempo transcurrido desde la siembra del cultivo y la recolección de las muestras, al representar la biomasa acumulada durante el mismo periodo para todas las especies.

Los procesos de selección y de facilitación (Loreau y Hector 2001) son habitualmente citados para explicar la relación positiva entre la diversidad y la producción de biomasa. Con independencia del proceso, el resultado final debe implicar un incremento en la biomasa de los individuos o un aumento del número de individuos presentes en la comunidad (Marquard *et al.* 2009). En nuestro caso, a excepción de *A. sterilis*, especie que fue sembrada, no controlamos la densidad inicial de las especies arvenses en los marcos de muestreo. Por tanto, la densidad y la diversidad podrían covariar en cada uno de los marcos. Para determinar si tal covariación existe en nuestro experimento, y si ha influido en las relaciones analizadas anteriormente, se siguió el siguiente procedimiento. Primero, las

relaciones entre las tres métricas de diversidad (S , e^H o J) y la biomasa de las arvenses y el cultivo se analizaron de nuevo, pero en este caso los valores de cada una de las variables relacionadas fueron los residuos de regresiones lineales donde la biomasa del cultivo, la biomasa de las arvenses o la métrica de diversidad analizada eran las variables dependientes y la densidad de las arvenses la variable independiente. En las relaciones así analizadas, una pendiente significativa indicaría que la relación entre las variables es independiente de la densidad de las arvenses. Después, se utilizaron correlaciones de Pearson para analizar, a la escala de detalle de marco, la relación entre la densidad del conjunto de las arvenses, la densidad de las cuatro especies más abundantes en el experimento y del conjunto de las especies menos abundantes, la biomasa del cultivo, la biomasa arvense total y la biomasa arvense promedio (equivalente a la de un individuo estándar en el marco) y los valores de cada una de las métricas de diversidad calculadas. Los análisis se realizaron independientemente para cada campaña.

3. Resultados

La vegetación arvense encontrada en los muestreos reúne especies características de la flora del secano cerealista del centro de la Península Ibérica (tabla 1; Fernández-Quintanilla *et al.* 1984, Estalrich *et al.* 2005, Navarrete *et al.* 2005). En la campaña 2005-2006 se registraron 21 especies arvenses en el conjunto del experimento, mientras que en las otras dos campañas se registraron 13 especies. Además, en todas las campañas apareció *Vicia sativa*, procedente del cultivo anterior. Las especies más abundantes en el conjunto de las tres campañas fueron *P. rhoeas*, *V. hederifolia*, *G. tricornutum* y la especie sembrada, *A. sterilis*. En conjunto, estas especies representaron el 70, 96 y 89% de los individuos presentes en cada una de las tres campañas. En la primera campaña *L. amplexicaule* y *P. aviculare* también fueron muy abundantes, mientras que *F. officinalis* y *P. aviculare* lo fueron en la tercera.

Especie	Campaña		
	2003-2004	2004-2005	2005-2006
<i>Adonis aestivalis</i> L.			<1
<i>Anacyclus clavatus</i> (Desf.) Pers.	<1	<1	3
<i>Anchusa azurea</i> Mill.	<1	<1	
<i>Asperugo procumbens</i> L.			<1
<i>Avena sterilis</i> L.	20	18	27
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.			<1
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv.	<1	1	5
<i>Chenopodium album</i> L.			<1
<i>Convolvulus arvensis</i> L.		<1	<1
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	<1	<1	3
<i>Fumaria officinalis</i> L.	<1	<1	12
<i>Galium tricornutum</i> Dandy	<1	14	65
<i>Glaucium corniculatum</i> (L.) Rudolph			<1
<i>Hypecoum imberbe</i> Sm.			<1
<i>Lactuca serriola</i> L.			<1
<i>Lamium amplexicaule</i> L.	16	3	7
<i>Papaver hybridum</i> L.			4
<i>Papaver rhoeas</i> L.	4	141	311
<i>Polygonum aviculare</i> L.	3	<1	28
<i>Roemeria hybrida</i> (L.) DC.		<1	2
<i>Sinapis arvensis</i> L.	<1		
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	<1		
<i>Trigonella polyceratia</i> L.			<1
<i>Veronica hederifolia</i> L.	24	13	84
<i>Vicia sativa</i> L.	<1	<1	<1

Tabla 1. Lista de especies arvenses (individuos/m²) presentes en el conjunto de las parcelas estudiadas en las tres campañas. En todas las campañas aparecen individuos de veza (*Vicia sativa*), que fue sembrada como cultivo precedente. En cada campaña los valores se corresponden a los individuos registrados en el estado de encañado del cultivo.

3.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la composición y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

En las tres campañas estudiadas, la riqueza (S), el exponente del índice de Shannon ($e^{H'}$) y el índice de equitatividad de Pielou (J) de las comunidades arvenses no mostraron valores estadísticamente significativos, entre distancias de siembra ($P > 0,05$ en todos los casos). El

número de especies encontrado en cada marco fue superior en la tercera campaña (8 especies de media en cada marco) que en las otras dos (con 4 y 5 especies de media, respectivamente). El índice de equitatividad de Pielou (J) y el exponente del índice de Shannon (e^H) mostraron valores menores en la segunda campaña, mientras que los valores de equitatividad de las comunidades arvenses fueron superiores en la primera campaña.

La composición de las comunidades arvenses estuvo condicionada por la distancia de siembra en las dos primeras campañas aunque en ningún caso la variabilidad explicada fue elevada (MANOVA no paramétrico: Campaña 2003-2004 $F_{2,44}=3,1$; $p<0,001$; $R^2=0,13$. Campaña 2004-2005 $F_{2,44}=4,7$; $p=0,006$; $R^2=0,10$. Campaña 2005-2006 $F_{3,59}=0,75$; $p=0,4$; $R^2=0,04$). En las dos primeras campañas la distancia de siembra explica, respectivamente, un 13 y un 10% de la variabilidad encontrada en la composición de las comunidades arvenses.

3.2. Caracterización ecológica de la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

La relación entre los índices de diversidad seleccionados y las variables ambientales dependió de la campaña estudiada (tabla 2). La relación observada entre la diversidad y la intercepción de la radiación solar siguió un patrón similar en las campañas 2004-2005 y 2005-2006, aunque los valores de correlación sólo fueron estadísticamente significativos en la campaña 2004-2005. La PAR_t medida a nivel de suelo, a 15 y a 25 cm de altura disminuyó y el valor de PAR_{CV} aumentó conforme los valores de equitatividad (J) aumentaban (tabla 2). Por el contrario, en la primera campaña existió una correlación positiva entre los valores del exponente del índice de Shannon (e^H) y el porcentaje de PAR registrada a 15 cm de altura. Los valores de e^H y de J mostraron una correlación significativa y negativa con la humedad y el contenido de NO_3^- en el suelo, en la última campaña analizada. Esta relación no se observa en las otras dos campañas. Los valores de fósforo soluble no mostraron ninguna relación con los índices de diversidad en las campañas estudiadas. La riqueza de especies arvenses sólo estuvo correlacionada significativamente con el biovolumen del trigo en la segunda campaña, donde conforme se incrementó el biovolumen del trigo la riqueza de especies disminuyó (tabla 2).

S																
Campaña	Biovolumen trigo		PAR suelo		PAR 15 cm		PAR 25 cm		PAR CV		%Humedad suelo		NO ₃ suelo		P suelo	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
2003-2004	-0,25	ns	0,22	ns	0,29	ns			-0,03	ns	0,039	ns	0,027	ns	0,11	ns
2004-2005	-0,3	*	0,16	ns	0,22	ns	0,28	ns	-0,06	ns	0,13	ns	-0,07	ns	0,06	ns
2005-2006	0,04	ns	0,07	ns	-0,11	ns	-0,22	ns	-0,17	ns	-0,21	ns	-0,08	ns		
e ^{H'}																
Campaña	Biovolumen trigo		PAR suelo		PAR 15 cm		PAR 25 cm		PAR CV		%Humedad suelo		NO ₃ suelo		P suelo	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
2003-2004	-0,21	ns	0,17	ns	0,31	*			0,02	ns	0,1	ns	0,24	ns	0,2	ns
2004-2005	-0,09	ns	-0,17	ns	-0,13	ns	-0,04	ns	0,21	ns	-0,11	ns	-0,27	ns	0,33	ns
2005-2006	0,19	ns	-0,12	ns	-0,25	ns	-0,21	ns	0,05	ns	-0,56	***	-0,49	**		
J																
Campaña	Biovolumen trigo		PAR suelo		PAR 15 cm		PAR 25 cm		PAR CV		%Humedad suelo		NO ₃ suelo		P suelo	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
2003-2004	-0,21	ns	-0,05	ns	0,09	ns			0,10	ns	0,14	ns	0,32	ns	0,11	ns
2004-2005	0,15	ns	-0,37	*	-0,35	*	-0,31	*	0,31	*	-0,06	ns	-0,33	ns	0,34	ns
2005-2006	0,09	ns	-0,1	ns	-0,16	ns	-0,03	ns	0,14	ns	-0,51	**	-0,52	**		

Tabla 2. Coeficientes de correlación (r de Pearson) y grado de significación (p) (***) <0,001; ** p<0,01; * p<0,05; ns, no significativo) entre tres índices de diversidad (S, eH' y J) y algunas variables ambientales, en cada una de las tres campañas estudiadas.

La diversidad de las comunidades arvenses en las tres campañas analizadas no se relacionó con la abundancia total de recursos (α ; $p < 0,1$ en todos los casos) y sólo en la campaña 2005-2006 se observó una relación negativa y estadísticamente significativa entre θ y la riqueza de especies arvenses en los marcos ($r = -0,4$ $p < 0,05$). De esta forma, conforme la abundancia relativa de los diferentes recursos en cada uno de los marcos es menos equitativa, menor es la riqueza de especies.

La ordenación de los marcos de muestreo en los dos ejes del DCA no manifestó una relación con la distancia de siembra, en ninguna de las campañas (figura 1), coincidiendo con la escasa variabilidad explicada por este factor en los análisis de MANOVA realizados previamente.

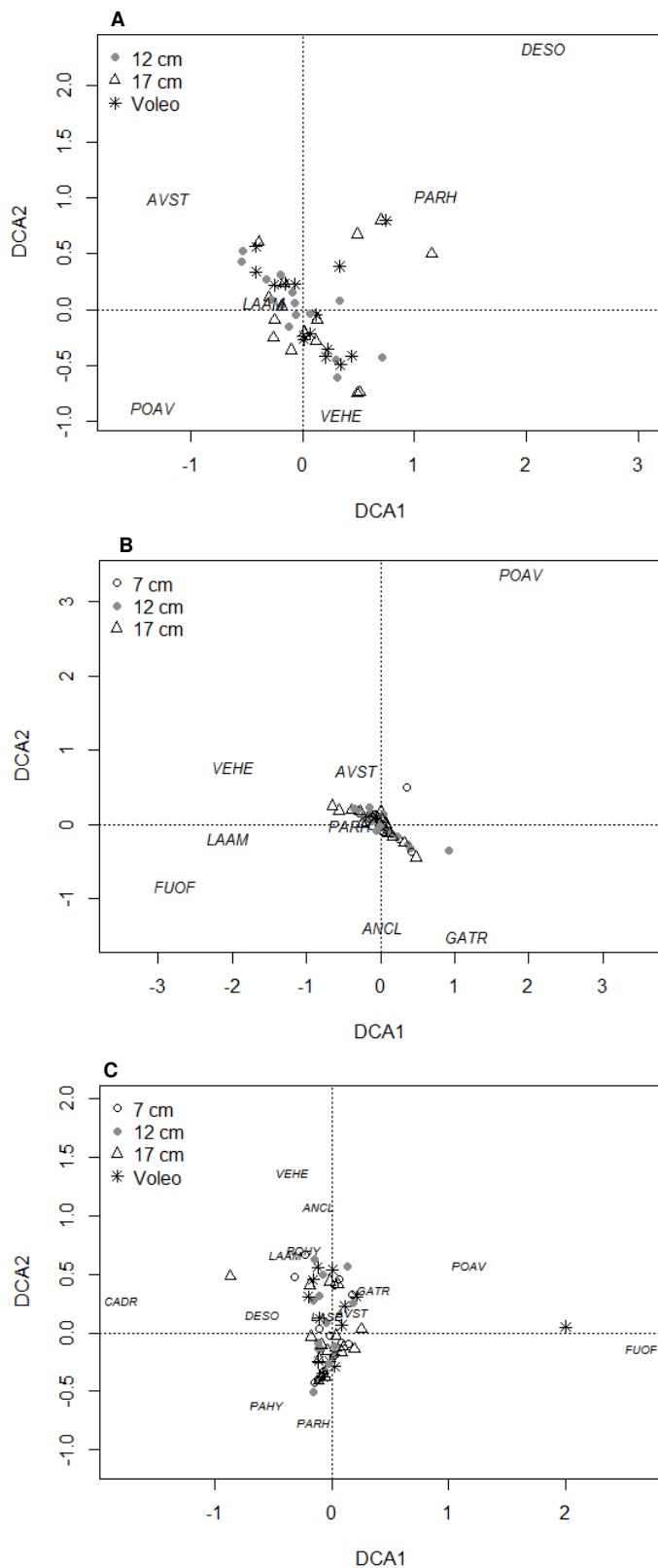


Figura 1. Posición de los marcos y las especies en los dos primeros ejes de un análisis de ordenación – DCA– realizado en función de la composición florística de las comunidades arvenses, en cada una de las tres campañas analizadas (A, 2003-2004; B, 2004-2005; C, 2005-2006). Los marcos aparecen diferenciados con símbolos según la distancia de siembra a la que pertenecen. Los acrónimos de las especies se corresponden con los de la tabla 4.

En las tres campañas analizadas, la luz (PAR_t o PAR_{CV}) fue un factor relevante para caracterizar la variabilidad florística de los marcos de muestreo, mientras que la abundancia de nutrientes y la humedad del suelo lo fueron sólo en la primera y tercera campaña (tabla 3). La principal tendencia de variación en la composición florística en la campaña 2003-2004 se correlacionó positivamente con el biovolumen del trigo, lo que manifiesta la importancia del espacio ocupado por el cultivo sobre la composición florística de estas comunidades arvenses. En esta campaña la segunda tendencia de variación florística (segundo eje del DCA) se caracterizó por la PAR_t registrada a 15 cm y la humedad en el suelo en un extremo y por el contenido en fósforo en otro (tabla 3). En la segunda campaña (2004-2005) el principal eje de variación de la composición florística se correlacionó con el coeficiente de variación de la PAR_t (PAR_{CV}) y la PAR_t medida al nivel del suelo. La riqueza de especies se correlacionó también con este eje, aumentando hacia los marcos situados en el extremo con menores valores de PAR_{CV} y PAR_t medida al nivel del suelo. El segundo eje del DCA segregó los marcos con valores elevados de PAR_t al nivel del suelo y valores reducidos de variabilidad en la PAR_t y marcos donde las condiciones eran las opuestas. En la tercera campaña (2005-2006) la principal tendencia de variación de la composición florística se relacionó positivamente con el PAR_{CV} . La diversidad biológica ($e^{H'}$) y la equitatividad (J) se correlacionaron con la segunda tendencia de variación aumentando hacia los marcos situados en el extremo con menores valores de contenido en nitrógeno y humedad del suelo (tabla 3).

Variables	2003-2004		2004-2005		2005-2006	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Biovolumen trigo	0.32*	-0,12	-0,05	0,12	-0,10	0,18
PAR suelo	-0,24	0,24	0.3*	0.32*	-0,23	-0,01
PAR 15 cm	-0,13	0.32*	-0,2	0,29	-0,22	-0,14
PAR 25 cm			-0,16	0,26	-0,03	-0,10
CV PAR	0,20	0,06	0.31*	-0.32*	0.39**	0,05
% Humedad en suelo	0,29	0.47*	0,21	0,1	-0,06	-0.54**
P en suelo	0,08	-0.67**	0,07	-0,31		
NO ₃ en suelo	-0,08	0,38	0,02	0,04	-0,06	-0.39*
S	-0,03	0,10	-0.36*	0,24	-0,04	0,01
e ^H	0,12	0,21	-0,21	0,21	0,05	0.8***
J	0,13	0,26	0,06	0,02	0,07	0.83***

Tabla 3. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y grado de significación (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; sin asterisco, no significativo) entre los dos primeros ejes del análisis de ordenación- DCA-, ocho variables ambientales y tres índices de diversidad calculados a partir de la abundancia de las especies arvenses en cada una de las tres campañas estudiadas.

En las tres campañas son varias las especies arvenses que se correlacionaron con las coordenadas de los marcos de muestreo en los primeros ejes del DCA (tabla 4). En la primera campaña *Descurainia sophia*, *P. rhoeas*, *A. sterilis*, *L. amplexicaule*, *V. hederifolia* y *P. aviculare*. En la segunda campaña *V. hederifolia*, *P. aviculare*, *F. officinalis*, *L. amplexicaule* y *G. tricornutum*, y en la tercera, *Cardaria draba*, *V. hederifolia*, *P. aviculare*, *P. rhoeas* y *F. officinalis*.

Cinco especies aparecieron en las tres campañas en un porcentaje mayor al 10% de los marcos analizados: *V. hederifolia*, *P. aviculare*, *P. rhoeas*, *L. amplexicaule* y *A. sterilis*. Sin embargo, sólo *V. hederifolia* y *P. aviculare* aparecieron asociadas estadísticamente a los ejes del DCA en las tres campañas (tabla 4).

En la primera y en la tercera campaña, estas especies se asociaron a marcos de menor contenido en humedad y menor contenido en nitratos en suelo (2005-2006) y mayor contenido en fósforo (2003-2004; figura 1). En la segunda y en la tercera campaña *P. aviculare* estuvo asociada a marcos con valores elevados en el coeficiente de variación de la PAR_t (PAR CV), mientras que *V. hederifolia* siguió una tendencia opuesta. *P. rhoeas*, en la primera campaña se asoció a aquellos marcos con mayor biovolumen del cultivo, mientras que en la tercera campaña se relacionó con marcos con mayor contenido en humedad y nitratos en suelo. *L. amplexicaule* se correlacionó con el primer eje del DCA en las dos primeras campañas y estuvo asociada a marcos donde el biovolumen del cultivo era menor

(primera campaña) o a marcos donde la PAR_t hasta el suelo era reducida (segunda campaña). *A. sterilis* sólo se relacionó con la ordenación de los marcos en la primera campaña. En concreto, fue más abundante en los marcos con menor biovolumen del cultivo, y mayores valores de PAR_t y humedad en el suelo.

Especies	Acrónimo	2003-2004		2004-2005		2005-2006	
		Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
<i>Anacyclus clavatus</i>	ANCL	-	-	0,05	-0,2	-0,04	0,19
<i>Avena sterilis</i>	AVST	-0.67***	0.48***	-0,05	0,2	0	-0,13
<i>Cardaria draba</i>	CADR	-	-	-	-	-0.39**	0,22
<i>Descurainia sophia</i>	DESO	0.55***	0.48***	-	-	-0,18	-0,08
<i>Fumaria officinalis</i>	FUOF	-	-	-0.3*	0,17	0.87***	0
<i>Galium tricornutum</i>	GATR	-	-	0.68***	-0.79***	0,25	0,13
<i>Lactuca serriola</i>	LASE	-	-	-	-	-0,04	0,06
<i>Lamium amplexicaule</i>	LAAM	-0.38**	-0,17	-0.49***	0,27	-0,11	0,12
<i>Papaver hybridum</i>	PAHY	-	-	-	-	-0,15	-0,21
<i>Papaver rhoeas</i>	PARH	0.42**	0,25	-0,03	-0,08	-0,21	-0.85***
<i>Polygonum aviculare</i>	POAV	-0,27	-0.31*	0.38*	0,26	0.43***	0.26*
<i>Roemeria hybrida</i>	ROHY	-	-	-	-	-0,13	0,18
<i>Veronica hederifolia</i>	VEHE	0,23	-0.7***	-0.6***	0.38*	-0.28*	0.8***

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y grado de significación (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; sin asterisco, no significativo) entre los dos primeros ejes del análisis de ordenación - DCA - y las abundancias de las especies arvenses en cada una de las tres campañas estudiadas. Sólo aquellas especies presentes en más del 10% de los marcos de muestreo se incluyeron en el análisis.

En todas las campañas, el valor de NODF registrado para la matriz analizada (marcos de muestreo x presencia de especies) fue superior a los obtenidos mediante los modelos nulos Er y Ce (tabla 5). Es decir, el anidamiento de las especies y de los marcos es mayor que el esperable si la localización de las especies en los marcos fuera aleatoria, y mayor que si la localización de una especie en un marco fuera función del número de veces que la especie aparece en el conjunto de los marcos o de la riqueza de estos. Sin embargo, este patrón anidado no se relacionó con la abundancia total (variable a) de los recursos (luz, agua o nutrientes), ni con la equitatividad (variable θ) en la abundancia de los mismos en cada uno de los marcos ($p > 0,05$ en todos los casos).

Campaña	NODF		
	Datos	Er (p valor)	Ce (p valor)
2003-2004	64,9	33,7 (<0,001)	45,6 (<0,001)
2004-2005	63,7	32,8 (<0,001)	43,9 (<0,001)
2005-2006	66,5	35 (<0,001)	45,6 (<0,001)

Tabla 5. Valores de la métrica NODF de las matrices de los datos del experimento (marcos x presencia de especies arvenses) y valores NODF correspondientes a dos modelos nulos: Er (las presencias se asignan aleatoriamente a cualquier celda dentro de la matriz) y Ce (asume que la probabilidad de que una celda esté ocupada es el promedio de las probabilidades de que las celdas pertenecientes a su fila y a su columna estén ocupadas). En cada caso los intervalos de confianza generados con el modelo nulo sirven para determinar si el valor NODF de los datos difiere significativamente del obtenido por estos modelos (p valor).

3.3. Relación entre aspectos de la estructura de las comunidades arvenses y la biomasa del cultivo y de las especies arvenses

En las campañas 2003-2004 y 2005-2006 se identifican algunas relaciones lineales estadísticamente significativas entre los índices de diversidad, las principales tendencias de variación en la composición florística y diferentes valores de biomasa (trigo, arvenses y biomasa total; tabla 6 y figuras 2, 3, 6 y 7). Sin embargo, en la campaña 2004-2005 no se muestra ninguna relación significativa entre estas variables (tabla 6 y figuras 4 y 5). En la campaña 2003-2004, la biomasa de las especies arvenses se relaciona positivamente con la riqueza de las comunidades arvenses (figura 2). En la campaña 2005-2006, la relación es también positiva con la equitatividad (figura 6). La biomasa del trigo muestra una relación positiva con la tendencia de variación del primer eje del DCA, en la campaña 2003-2004 (figura 3), y con la riqueza de especies arvenses y con el exponente del índice de Shannon en la tercera campaña (figura 6). La biomasa total se relaciona positivamente con el primer eje del DCA, en la primera campaña (figura 3), y con el exponente del índice de Shannon y la equitatividad en la tercera campaña (figura 6).

		Biomasa total (trigo + arvenses)			Biomasa trigo			Biomasa arvenses		
	Campaña	F	p	R ²	F	p	R ²	F	p	R ²
S	2003-2004	0,22	ns	-	1,60	ns	-	5,12	0,03	0,11
	2004-2005	1,35	ns	-	1,80	ns	-	0,58	ns	-
	2005-2006	0,26	ns	-	4,10	0,05	0,07	3,60	ns	-
eH'	2003-2004	0,05	ns	-	0,26	ns	-	2,80	ns	-
	2004-2005	1,18	ns	-	0,001	ns	-	1,20	ns	-
	2005-2006	11,10	0,002	0,15	11,60	0,002	0,15	0,53	ns	-
J	2003-2004	1,16	ns	-	0,71	ns	-	0,01	ns	-
	2004-2005	0,20	ns	-	0,83	ns	-	2,83	ns	-
	2005-2006	6,70	0,01	0,10	2,73	ns	-	7,68	0,01	0,09
DCA Eje 1	2003-2004	8,70	0,005	0,16	9,30	0,004	0,17	2,10	ns	-
	2004-2005	0,92	ns	-	1,33	ns	-	1,01	ns	-
	2005-2006	0,32	ns	-	0,12	ns	-	1,91	ns	-
DCA Eje 2	2003-2004	0,01	ns	-	0,85	ns	-	2,90	ns	-
	2004-2005	0,001	ns	-	0,0003	ns	-	0,22	ns	-
	2005-2006	0,95	ns	-	0,61	ns	-	1,91	ns	-

Tabla 6. Regresiones lineales entre tres índices de diversidad, las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis de ordenación –DCA- y la biomasa total (trigo + especies arvenses), del trigo y de las arvenses, en el estado de encañado del trigo. Se muestran los valores del estadístico F, la varianza explicada (R²) y la significación de las relaciones (p). Se señalan en negrita los efectos significativos para p<0,05. y como ns los efectos no significativos. Los grados de libertad para el estadístico F son 41 en las campañas 2003-2004 y 2004- 2005 y 56 en la campaña 2005-2006.

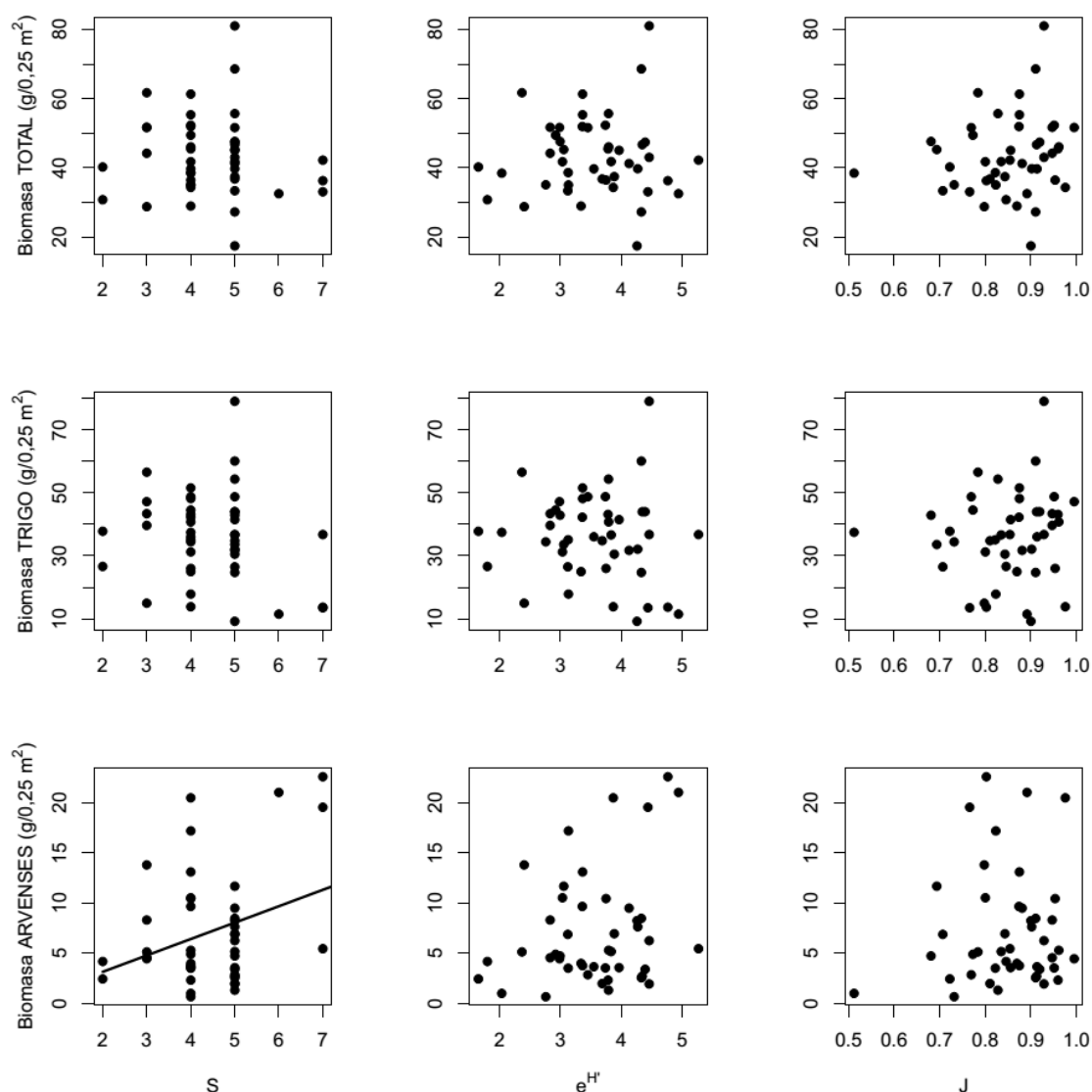


Figura 2. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y tres índices diferentes de diversidad de las comunidades arvenses (S, riqueza de especies; $e^{H'}$, exponente del índice de Shannon y J, índice de equitatividad de Pielou). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2003-2004. Las líneas indican la recta de regresión en el caso en el que la pendiente difería de cero (para $p < 0,05$).

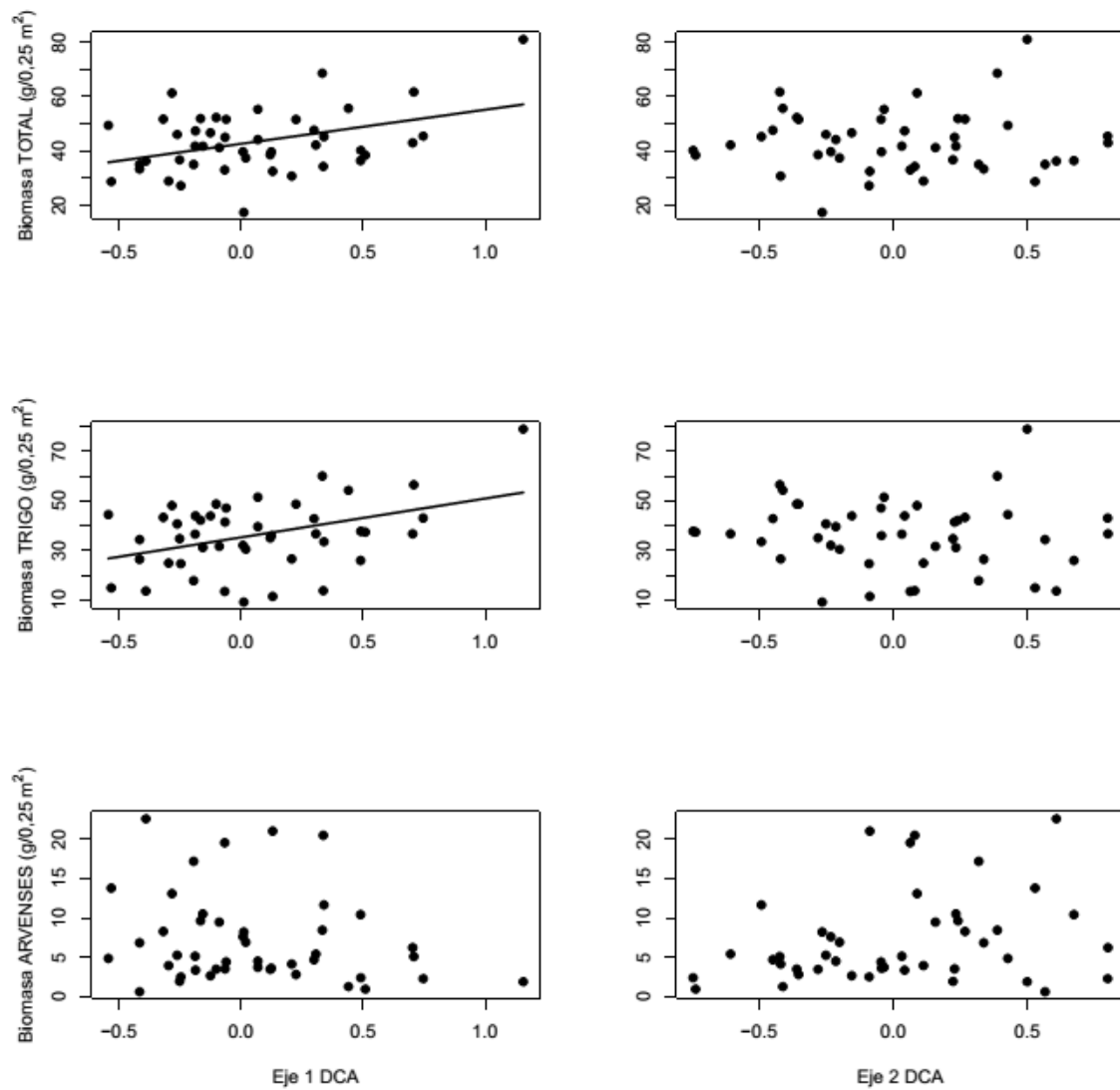


Figura 3. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis de ordenación realizado (DCA). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2003-2004. Las líneas indican la recta de regresión en aquellos casos en los que la pendiente difería de cero (para $p < 0,05$).

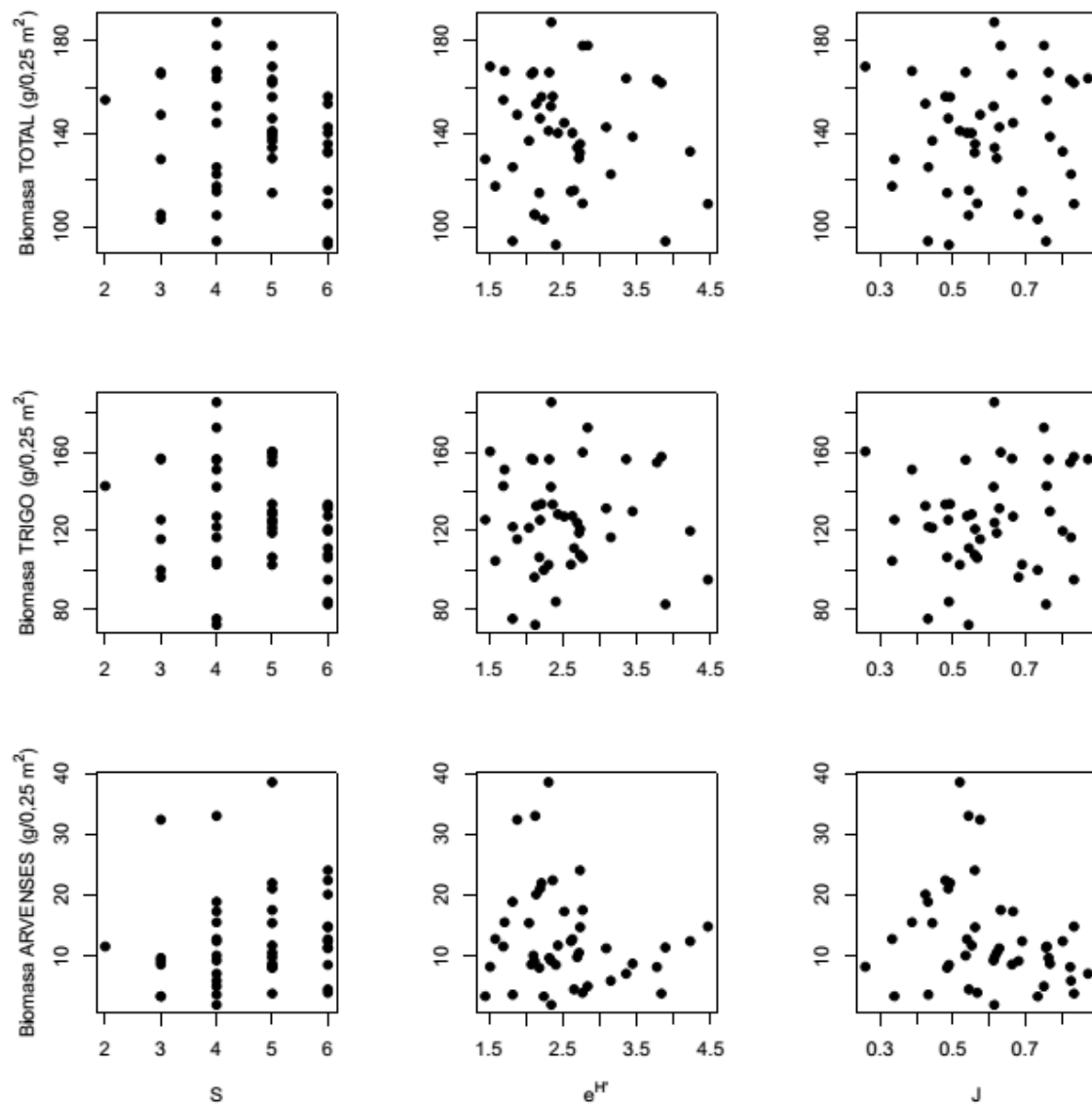


Figura 4. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y tres índices diferentes de diversidad de las comunidades arvenses (S, riqueza de especies; $e^{H'}$, exponente del índice de Shannon y J, índice de equitatividad de Pielou). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2004-2005.

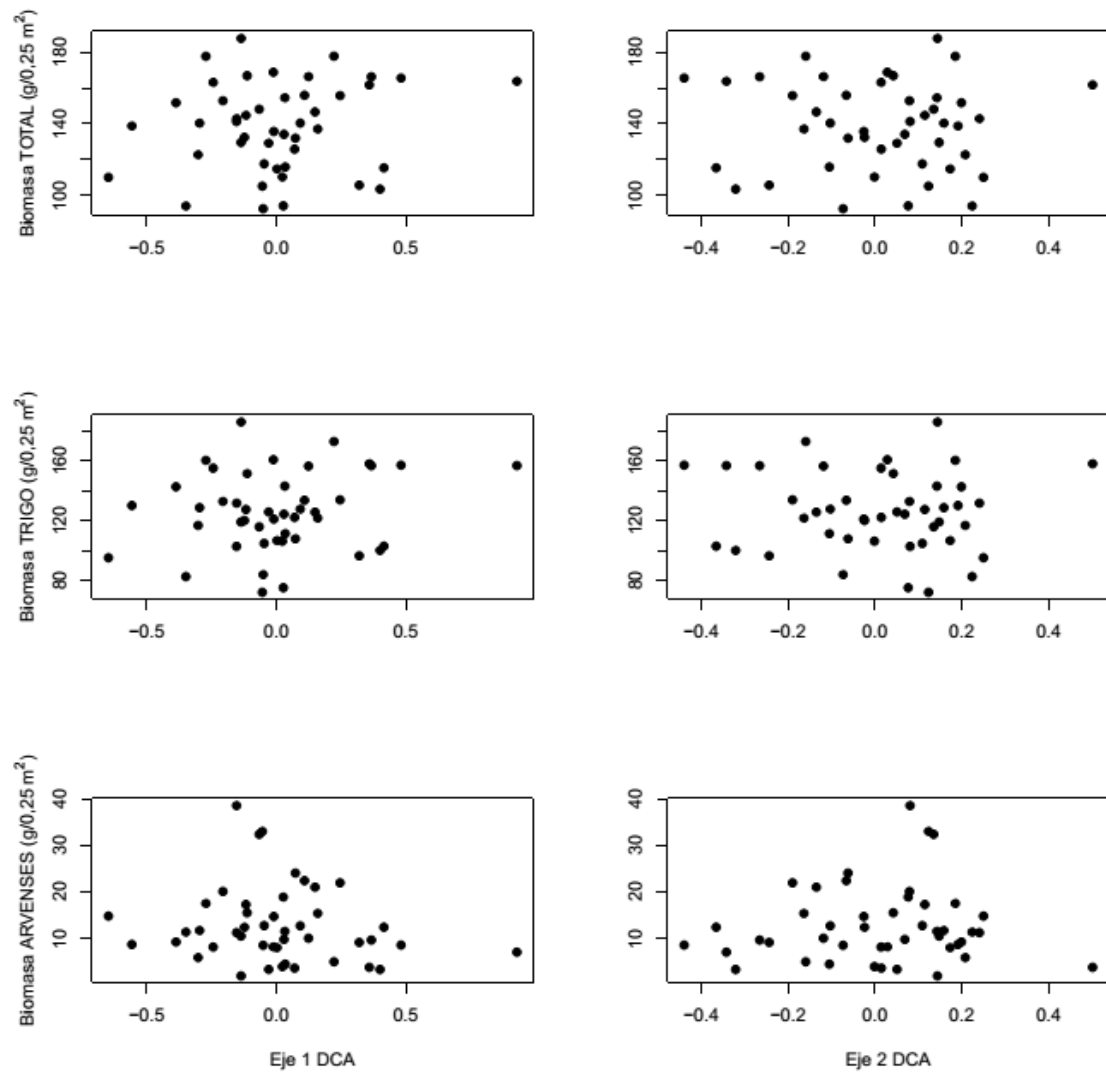


Figura 5. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis de ordenación realizado (DCA). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2004-2005.

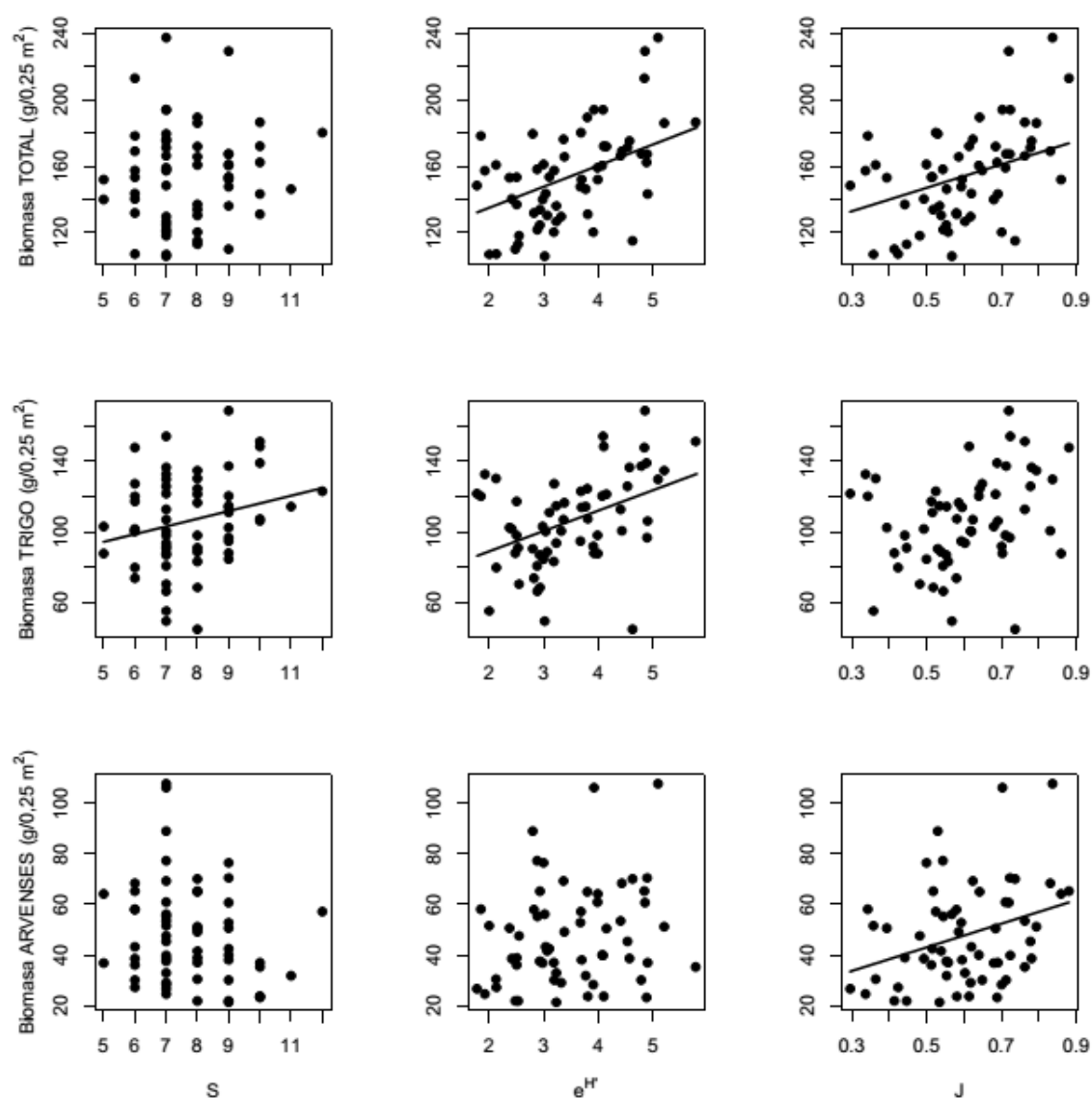


Figura 6. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y tres índices diferentes de diversidad de las comunidades arvenses (S, riqueza de especies; $e^{H'}$, exponente del índice de Shannon y J, índice de equitatividad de Pielou). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2005-2006. Las líneas indican la recta de regresión en aquellos casos en los que la pendiente difería de cero (para $p < 0,05$).

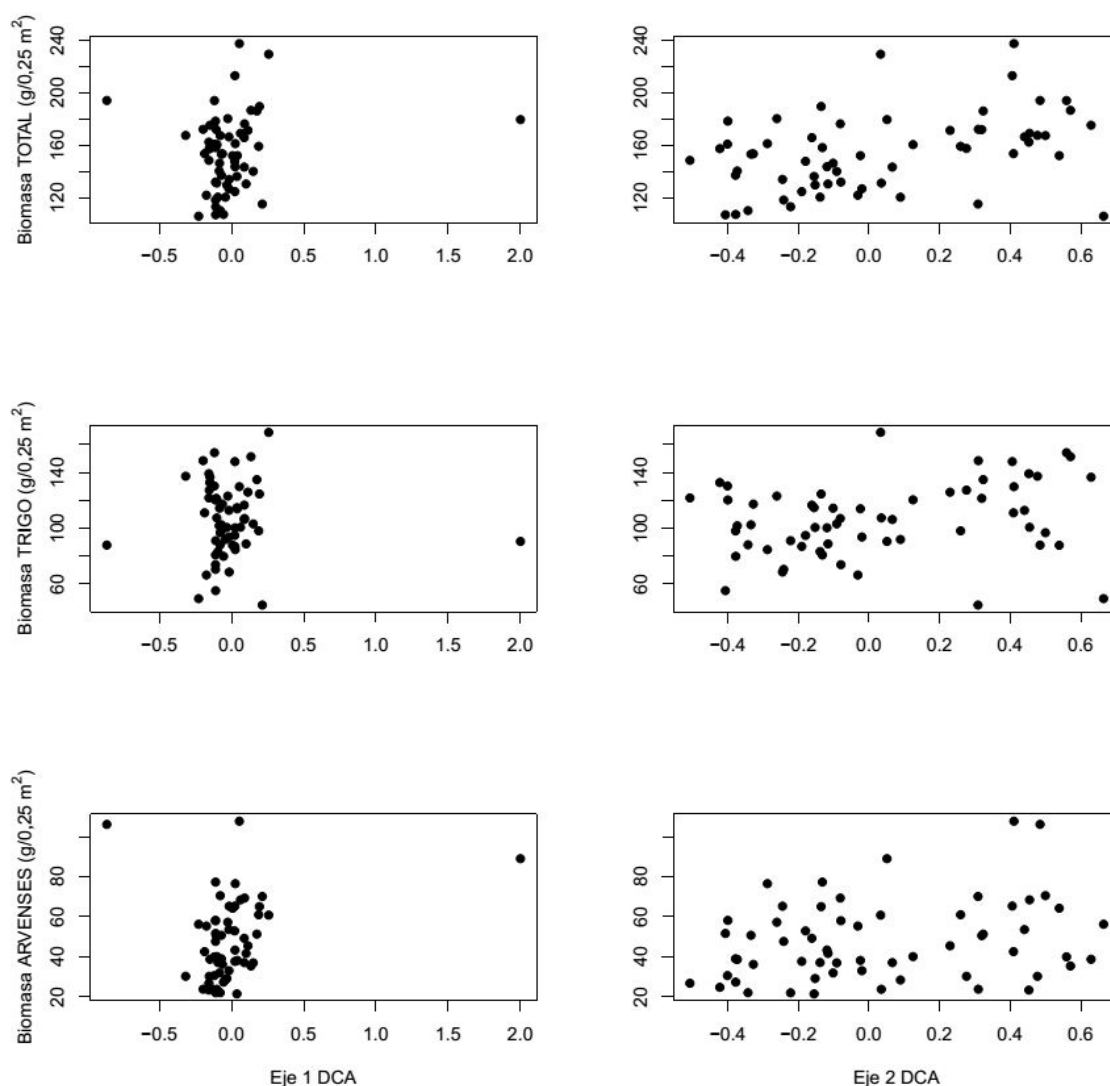


Figura 7. Relaciones lineales entre la biomasa total, del trigo y de las arvenses y las coordenadas de los dos primeros ejes del análisis de ordenación realizado (DCA). Todos los gráficos corresponden a la campaña 2005-2006.

Los análisis que relacionan los índices de diversidad y la biomasa del trigo y de las arvenses, después de haber controlado la variabilidad explicada por la densidad de estas, mostraron algunas diferencias respecto a los obtenidos cuando la variabilidad en la densidad no se tuvo en cuenta (tabla 7). En concreto, en la campaña 2003-2004 desaparece la relación positiva entre la biomasa de las arvenses y el número de especies encontrado en cada marco (tabla 7; $p=0,4$). Además, existe una tendencia a que J se correlacione positivamente con la biomasa del trigo ($p=0,06$). En la campaña 2004-2005, ninguna de las relaciones exploradas fueron estadísticamente significativas, al igual que ocurría con anterioridad. En la campaña 2005-2006 las relaciones positivas entre la riqueza y la diversidad ($e^{H'}$) de las

comunidades arvenses y la biomasa del trigo mantuvieron la tendencia, pero dejaron de ser estadísticamente significativas ($p=0,1$), mientras que la relación positiva entre J y la biomasa de las arvenses se mantuvo (tabla 7).

Campaña	Biomasa trigo			Biomasa arvenses		
	F	p	R ²	F	p	R ²
2003-2004	0,06	ns	-	0,61	ns	-
S 2004-2005	1,74	ns	-	0,05	ns	-
2005-2006	2,30	ns	-	2,40	ns	-
2003-2004	0,001	ns	-	1,41	ns	-
eH' 2004-2005	0,10	ns	-	0,003	ns	-
2005-2006	2,80	ns	-	1,60	ns	-
2003-2004	3,67	ns	-	0,54	ns	-
J 2004-2005	1,37	ns	-	0,01	ns	-
2005-2006	0,08	ns	-	5,40	0,02	0,09

Tabla7. Regresiones lineales entre tres métricas de diversidad (S, e^{H'} y J) y la biomasa del trigo y de las arvenses en el estado de encañado del cultivo. Las variables se corresponden a los residuos de modelos de regresión donde las métricas de diversidad, la biomasa del trigo y la biomasa de las arvenses eran en cada caso la variable dependiente y la densidad de las especies arvenses la variable explicativa. Se muestran los valores del estadístico F, R² y el grado de significación (p) de las relaciones. Se señalan en negrita los efectos significativos para $p<0,05$ y como ns los efectos no significativos. Los grados de libertad para el estadístico F son 41 en las campañas 2003-2004 y 2004-2005 y 56 en la campaña 2005-2006.

En todas las campañas, los valores de equitatividad estuvieron correlacionados negativamente con la densidad de algunas especies arvenses (figuras 8, 9 y 10). En concreto, con la densidad de *V. hederifolia* en la campaña 2003-2004 y con la densidad de *P. rhoeas* en las campañas 2004-2005 y 2005-2006. En esta última campaña, J también se correlacionó positivamente con la densidad de *V. hederifolia* y *G. tricornutum* (figura 10). La riqueza de especies sólo se relacionó con la densidad del conjunto de arvenses en la campaña 2003-2004. Para mejorar la visualización de las figuras 8, 9 y 10 se omitieron las correlaciones entre e^{H'} y las otras variables, pero estas siguieron el mismo patrón que J, excepto en la campaña 2003-2004 donde e^{H'} no se correlacionó con la densidad del conjunto de las especies arvenses, aunque sí lo hizo con la densidad de *P. rhoeas* y de las

especies menos abundantes. En la campaña 2004-2005 se observa una relación positiva entre la densidad y la biomasa de las arvenses (figura 9), una tendencia similar se muestra en la campaña 2003-2004 ($p=0,06$). En ambas campañas no existió una relación entre la densidad y la biomasa promedio, la correspondiente a un individuo. En la campaña 2005-2006, donde los valores de densidad fueron más elevados, esta variable y la biomasa arvense no estuvieron correlacionadas, mientras que la biomasa promedio disminuyó significativamente conforme se incrementaba la densidad (figura 10).

V. hederifolia, *A. sterilis* y el conjunto de las especies menos abundantes (Otras especies) contribuyeron a la densidad arvense en la campaña 2003-2004, mientras que *P. rhoeas* y *V. hederifolia* lo hicieron en la campaña 2004-2005 y *P. rhoeas* en la campaña 2005-2006. La biomasa de las arvenses en los marcos se correlacionó positivamente con la densidad de *A. sterilis* y *P. rhoeas* en la primera campaña, con la de *A. sterilis* y *V. hederifolia* en la segunda y con la de *G. tricornutum* y el conjunto de las especies menos frecuentes en la tercera. En esta campaña, la densidad de *P. rhoeas* se correlacionó negativamente con la densidad. En las dos primeras campañas, la biomasa del trigo se correlacionó negativamente con la biomasa arvense, mientras que lo hizo con la densidad arvense en la última campaña.

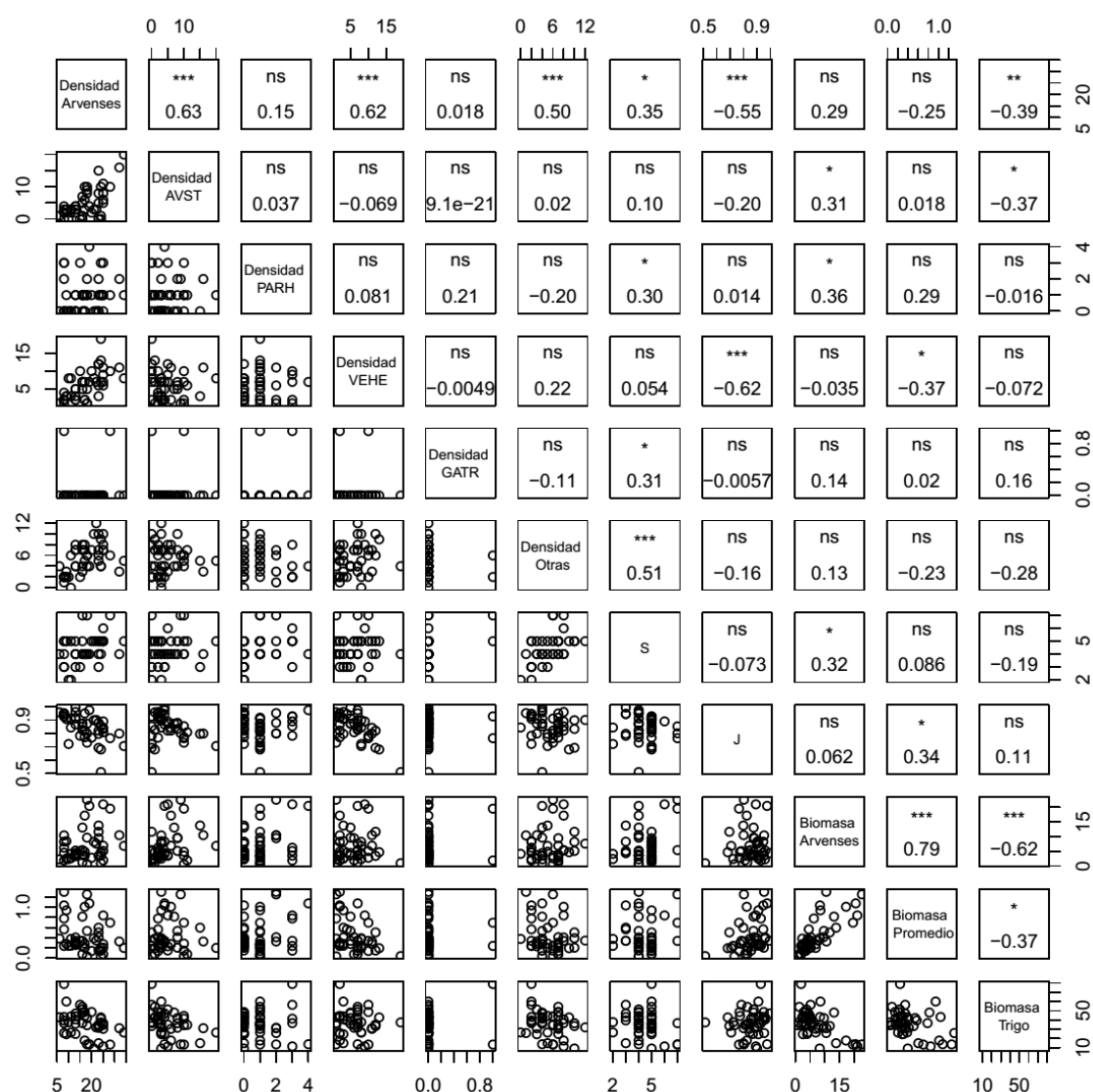


Figura 8. Coeficientes de correlación de Pearson y grado de significación (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns, no significativo) entre la densidad del conjunto de las arvenses en el marco, la densidad de distintas especies (AVST, *A. sterilis*; PARH, *P. rhoeas*; VEHE, *V. hederifolia*, GATR, *G. tricornutum*; Otras, el resto de especies), la riqueza de especies (S), el índice de equitatividad de Pielou (J), la biomasa del conjunto de las arvenses (Biomasa arvenses), la biomasa correspondiente a un individuo arvense estándar (Biomasa promedio) y la biomasa del trigo (Biomasa trigo) en el marco en la campaña 2003-2004.

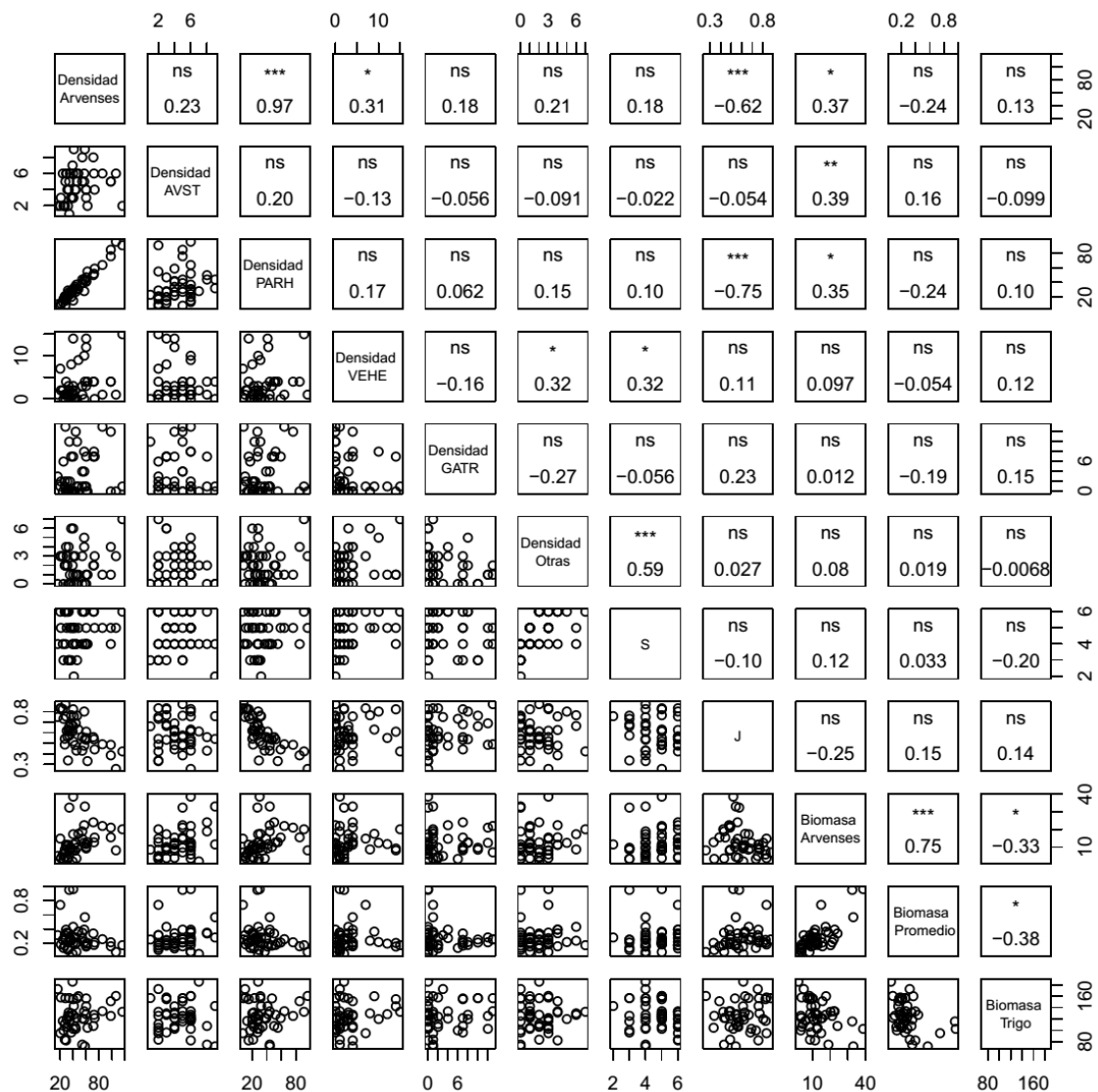


Figura 9. Coeficientes de correlación de Pearson y grado de significación (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns, no significativo) entre la densidad del conjunto de las arvenses en el marco, la densidad de distintas especies (AVST, *A. sterilis*; PARH, *P. rhoeas*; VEHE, *V. hederifolia*, GATR, *G. tricornutum*; Otras, el resto de especies), la riqueza de especies (S), el índice de equitatividad de Pielou (J), la biomasa del conjunto de las arvenses (Biomasa arvenses), la biomasa correspondiente a un individuo arvense estándar (Biomasa promedio) y la biomasa del trigo (Biomasa trigo) en el marco en la campaña 2004-2005.



Figura 10. Coeficientes de correlación de Pearson y grado de significación (***) $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns, no significativo) entre la densidad del conjunto de las arvenses en el marco, la densidad de distintas especies (AVST, *A. sterilis*; PARH, *P. rhoeas*; VEHE, *V. hederifolia*, GATR, *G. tricornutum*; Otras, el resto de especies), la riqueza de especies (S), el índice de equitatividad de Pielou (J), la biomasa del conjunto de las arvenses (Biomasa arvenses), la biomasa correspondiente a un individuo arvense estándar (Biomasa promedio) y la biomasa del trigo (Biomasa trigo) en el marco en la campaña 2005-2006.

4. Discusión

4.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

De acuerdo a los resultados obtenidos en este estudio, el manejo de la distancia de siembra no afecta de forma significativa a la composición florística ni a la diversidad biológica de las comunidades arvenses del cultivo analizado. Varios trabajos han analizado el efecto de la variación en la distancia de siembra sobre la biomasa y la densidad de las especies arvenses (Weiner *et al.* 2001, Olsen *et al.* 2005a, Drews *et al.* 2009), pero el efecto sobre la composición y la diversidad ha sido poco estudiado. Los estudios que analizan el efecto de diversos manejos agrícolas sobre la estructura (composición y la diversidad biológica) de las comunidades arvenses son relativamente recientes (Pollnac *et al.* 2009b, Bruggisser *et al.* 2010, Ekroos *et al.* 2010, Hawes *et al.* 2010, Guerrero *et al.* 2014, Armengot *et al.* 2015). Nuestros resultados contrastan con los obtenidos en algunos trabajos que observan una clara influencia del manejo sobre la estructura de la vegetación arvense (Hald 1999, Yin *et al.* 2005, Clough *et al.* 2007, Pollnac *et al.* 2009b, Ekroos *et al.* 2010, Hawes *et al.* 2010, José-María *et al.* 2010, Armengot *et al.* 2011, Fried *et al.* 2012). En estos trabajos, los manejos analizados generan claras diferencias en el ambiente geofísico. Varios de estos estudios se han centrado en comparar la composición y la diversidad de las comunidades de plantas arvenses entre sistemas intensivos (con un elevado aporte de fertilización inorgánica y uso de herbicidas) y sistemas de agricultura ecológica (Pollnac *et al.* 2009b, Ekroos *et al.* 2010, Hawes *et al.* 2010). Otros analizan cultivos con distintos tipos de fertilización inorgánica (Yin *et al.* 2005), o bien se centran en el estudio de gradientes de intensificación agrícola, considerando como tal, variaciones en la cantidad de nitratos en suelo y en la complejidad del paisaje (José-María *et al.* 2010, Armengot *et al.* 2011). En nuestro caso la variación en la distancia de siembra representa una práctica de manejo de *baja intensidad*, comparada, por ejemplo, con el uso de herbicidas, ya que se sustenta en la variación en la disponibilidad de recursos para las especies arvenses.

4.2. Caracterización ecológica de la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses

Al detalle espacial de los marcos de muestreo, no se observa un patrón nítido y repetible que relacione los valores de diversidad biológica de la vegetación arvense con las variables

ambientales consideradas (luz, nutrientes, espacio y humedad), en la totalidad de las campañas analizadas y en el conjunto de los índices utilizados. El año de muestreo ha condicionado fuertemente el resultado, de forma que dependiendo de la campaña muestreada la relación entre la diversidad biológica y dichas variables ha sido diferente. La abundancia y la distribución mensual de las precipitaciones variaron considerablemente entre las campañas estudiadas y esto pudo haber determinado una fuerte variabilidad interanual de las variables ambientales analizadas (Hector *et al.* 1999, Van der Putten *et al.* 2000, Lepš *et al.* 2001, Spehn *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006). En las tres campañas la variación en la composición florística estuvo asociada a la PAR transmitida a través del dosel (campañas 2003-2004 y 2004-2005) o al coeficiente de variación en la misma (campañas 2004-2005 y 2005-2006), mientras que la importancia de los otros factores analizados (humedad, nutrientes y espacio) difirió entre campañas. Esto puede explicar que las tendencias principales de variación florística estuvieran caracterizadas por diferentes especies en cada una de las campañas. La composición de las comunidades arvenses es, en parte, el resultado de la respuesta diferencial de las especies a las condiciones meteorológicas, en función de los atributos funcionales que posean, especialmente aquellos relacionados con la germinación y el establecimiento de las plántulas (Booth y Swanton 2002, Navas y Fried 2012). En las tres campañas, las especies incluidas dentro de los análisis son especies comunes en cultivos de cereal (Cirujeda *et al.* 2011, Jose-María y Sans 2011), pero que difieren, entre otros caracteres, en la fenología y en el tamaño y la forma de dispersión de las semillas. A pesar de la variabilidad interanual es posible reconocer, dentro de cada campaña, una asociación entre las variables ambientales y algunas especies. En las dos últimas campañas se observa también una relación estadística entre las principales tendencias de variación espacial de la composición florística de las comunidades arvenses y sus valores de diversidad biológica evidenciando que, en esas campañas, ambos tipos de variables responden a los mismos condicionantes.

En la campaña 2003-2004 el primer eje de variación en la composición florística se relaciona con la ocupación del espacio por parte del cultivo. Los marcos donde el biovolumen del cultivo era menor estuvieron caracterizados por *A. sterilis*, mientras que el extremo contrario del gradiente estuvo asociado a una mayor abundancia de *P. rhoeas* y *D. sophia*. Ruiz *et al.* (2006) refieren también una relación entre la abundancia de *A. sterilis* y zonas dentro de la parcela donde la biomasa del cultivo es menor. Nuestro resultado podría

evidenciar también una competencia entre las dos especies más abundantes en el experimento: *P. rhoeas* y *A. sterilis*.

La segunda tendencia de variación en la composición florística en la primera, y en la tercera campaña, muestra un gradiente asociado a la abundancia de recursos: humedad y PAR transmitida en la primera campaña y humedad y contenido en nitratos en suelo en la tercera. En ambas campañas, el extremo del gradiente asociado a una mayor abundancia de recursos se caracterizó por especies competitivas, *A. sterilis* y *D. sophia* en la primera campaña y *P. rhoeas* en la tercera, mientras que el otro extremo estuvo caracterizado por *V. hederifolia* y *P. aviculare*. Estas dos últimas especies son terófitos con un hábito de crecimiento reptante y posiblemente con un menor requerimiento de recursos. *V. hederifolia* presenta además una fenología temprana, germinando y floreciendo con anterioridad a las otras especies (Storkey *et al.* 2010).

En la segunda campaña, la variación de la composición florística estuvo asociada exclusivamente a la PAR transmitida. En esta campaña se registraron menores precipitaciones, y es posible que la variabilidad entre los marcos en cuanto a la humedad y al contenido en nutrientes fuera reducida. La ordenación de los marcos en el eje principal evidencia una separación entre marcos con mayor riqueza de especies y caracterizados por *F. officinalis*, *L. amplexicaule* o *V. hederifolia* y marcos en los que la PAR transmitida hasta el suelo o el coeficiente de variación en la PAR transmitida era mayor. El segundo eje permitió diferenciar entre estas dos últimas condiciones. Los marcos con mayores valores de PAR transmitida hasta el suelo y caracterizados por *V. hederifolia* y marcos donde el PAR CV era más elevado y estaban caracterizados por *G. tricornutum*. Entre otros atributos, estas dos especies se diferencian en su hábito de crecimiento. *G. tricornutum* es una especie de hábito trepador que podría acceder a diferentes estratos de la vegetación para aprovechar la radiación lumínica. Por el contrario, *V. hederifolia* estaría limitada a la PAR transmitida hasta los estratos inferiores de la vegetación.

En contraste con estos resultados Petit *et al.* (2012) mostraron que, dentro de una parcela, a una escala de detalle parecida -marcos de 2 x 2 m- las especies arvenses aparecían asociadas de forma aleatoria. Una diferenciación espacial de las especies dentro de las parcelas sólo fue observada en algunos campos donde la heterogeneidad ambiental era particularmente elevada. En relación a esta observación nuestros resultados mostraron, en todas las campañas, un cierto grado de anidamiento espacial en la distribución de las especies arvenses entre los marcos de muestreo. Es decir, las especies presentes en los marcos con menor riqueza constituyen un subconjunto de las que aparecen en los marcos más diversos.

Este anidamiento se expresa cuando todas las especies responden de manera similar, al menos cualitativamente, a algunas variables ambientales (Elmendorf y Harrison 2009, Ulrich *et al.* 2009). En nuestro caso, la pérdida ordenada de especies arvenses, donde los marcos con menor número de especies muestran un subconjunto de las especies presentes en los marcos más diversos, podría relacionarse con diferencias en la habilidad de colonización y en la capacidad de dispersión de las especies o con una mortalidad diferenciada en función de sus capacidades de respuesta a la densidad o a la competencia determinada por el cultivo u otras especies (Pollnac *et al.* 2009a, Saatkamp 2009, Epperlein *et al.* 2014, Lal *et al.* 2014).

En cuanto a la relación entre la diversidad biológica y las variables ambientales, en la campaña 2004-2005, los análisis de correlación realizados evidenciaron mayores valores de riqueza en los marcos donde el biovolumen del trigo era menor, mientras que la equitatividad aumentó conforme se redujo la PAR transmitida en las tres alturas analizadas, y el coeficiente de variación en la PAR era mayor. En la tercera campaña la diversidad biológica y la equitatividad fueron más altas en los marcos donde la abundancia de *P. rhoeas* y los valores de humedad y nitratos en el suelo eran menores. Por otra parte, en la campaña 2005-2006 encontramos una relación negativa significativa entre la riqueza de especies y la ausencia de proporcionalidad (θ) en la abundancia de los diferentes recursos en el marco de muestreo. Valores reducidos de θ se han relacionado con la disminución de la diversidad y de la productividad de distintas comunidades (Braakhekke y Hooftman 1999, Cardinale *et al.* 2009b, Cleland y Harpole 2010). En nuestro experimento, no manipulamos la diversidad arvense ni las variables ambientales, lo que hace difícil establecer la dirección de la causalidad en estas relaciones. En conjunto estos resultados podrían sugerir una relación positiva entre la equitatividad de las comunidades arvenses y la eficiencia en el aprovechamiento de la luz y el agua en el experimento (Cardinale *et al.* 2007), pero también podrían interpretarse como una relación entre la diversidad biológica y una cierta limitación en los recursos, una menor ocupación del espacio por parte del cultivo o la ausencia de una especie arvense altamente competitiva.

4.3. Relación entre aspectos de la estructura de las comunidades arvenses y la biomasa del cultivo y de las especies arvenses

Nuestros resultados sugieren que la diversidad biológica de las comunidades arvenses no influye directamente sobre la biomasa del cultivo, sino que esta se relaciona

preferentemente con la biomasa y/o la densidad de las especies arvenses. Por otra parte, nuestros resultados muestran una interrelación entre la diversidad, la biomasa y la densidad de las comunidades arvenses. Un gran número de trabajos han estudiado la relación entre la diversidad y la producción primaria, en comunidades vegetales no agrícolas, encontrando muchos de ellos una relación positiva entre ambas variables (Bai *et al.* 2007, Vilà *et al.* 2007, Flombaum y Sala 2008, Clark *et al.* 2012, Zhang *et al.* 2012). Un ejemplo son los resultados de los tres principales experimentos internacionales diseñados para entender la relación entre la riqueza, la composición de especies y la funcionalidad de las comunidades herbáceas, el proyecto europeo BIODDEPTH (Spehn *et al.* 2005), el localizado en Jena (Alemania; Roscher *et al.* 2005) y el realizado en la estación experimental de Cedar Creek (Estados Unidos; Tilman *et al.* 2001). Sin embargo, los estudios llevados a cabo para determinar la relación entre la diversidad y la producción primaria en sistemas agrícolas son escasos (Moonen y Bàrberi 2008). El enfoque en estos casos es diferente, ya que el interés no es tanto mantener o incrementar la producción del conjunto de la comunidad (cultivo + arvenses), como la de una especie concreta de cultivo.

Respecto a esta relación, en las dos primeras campañas no se observó una relación entre los índices de diversidad y la biomasa del trigo, pero esta última se correlacionó negativamente con la biomasa arvense. En la campaña 2005-2006, la biomasa del cultivo covarió positivamente con la riqueza (S) y la diversidad arvense ($e^{H'}$), pero estas relaciones desaparecieron cuando, en los análisis, se controló por la densidad de plantas arvenses en el marco. En esta campaña existió una correlación negativa entre la equitatividad y la densidad arvense, y entre esta última variable y la biomasa del cultivo. Los valores más elevados de biomasa de cultivo se encontraron, por tanto, en los marcos con menor densidad de arvenses y valores de equitatividad más elevados. Es decir, en esta campaña (2005-2006), el efecto positivo de la diversidad arvense sobre la biomasa del cultivo se produce indirectamente a través de la relación entre la diversidad y la densidad arvense y el efecto de esta sobre la biomasa del cultivo.

Respecto a la relación entre la diversidad y la biomasa arvense, existe una relación positiva estadísticamente significativa entre la biomasa y los índices de diversidad: la riqueza de especies en la campaña 2003-2004, y la equitatividad (el reparto de sus abundancias a nivel de marco) en la campaña 2005-2006. En la campaña 2004-2005 no se observa una relación estadística entre estas variables. En conjunto, estos resultados necesitan ser explicados teniendo en cuenta la interrelación entre la densidad, la diversidad y la biomasa arvense en los marcos de muestreo.

En último término, el aumento en la producción de biomasa en un sistema, conforme aumenta su diversidad, es el resultado de un incremento en la densidad o en la biomasa de los individuos (Balvanera *et al.* 2006, Marquard *et al.* 2009). En conjuntos de especies propias de pastizales de Centro Europa, Marquard *et al.* (2009) encontraron que la relación positiva entre la riqueza y la producción de biomasa era consecuencia del establecimiento de un mayor número de individuos en las comunidades más diversas. La densidad total de la comunidad también influyó en los resultados de estudios en los que se manipuló la composición, la riqueza de especies, y la densidad en comunidades herbáceas, para determinar el efecto de estos parámetros sobre variables productivas (He *et al.* 2005, Stachová *et al.* 2013). He *et al.* (2005) mostraron que los valores de biomasa elevados, logrados en comunidades diversas, podían igualarse en comunidades poco diversas cuando la densidad de la comunidad era elevada. Por otra parte se ha observado que en algunas poblaciones biológicas la biomasa se incrementa linealmente conforme lo hace la densidad. A partir de una determinada densidad, cuyo valor es dependiente de cada especie, el incremento en biomasa derivado del mayor número de individuos compensa la reducción en la biomasa de cada uno de ellos producida por la competencia, de forma que la relación entre densidad y biomasa total se mantiene constante (Weiner y Freckleton 2010). Este patrón puede extenderse a nivel de comunidades biológicas (Goldberg *et al.* 2001, Treberg y Turkington 2014), incorporando las diferencias entre las especies respecto a los efectos de la densidad. En algunas especies los efectos de la densidad-dependencia comenzarán a densidades muy reducidas, mientras que en otras esto no sucederá hasta densidades elevadas (Stachová *et al.* 2013, Treberg y Turkington 2014).

En nuestro caso, donde no manipulamos experimentalmente la densidad arvense, nuestros resultados muestran que existe una relación entre esta variable, la biomasa y los valores de diversidad arvense. En concreto, al detalle espacial de marco de muestreo, la densidad total de plantas arvenses y la proporción en la que se encuentra cada especie (equitatividad, J) parecen condicionar las relaciones de densidad-dependencia y la biomasa de estas comunidades.

En las tres campañas muestreadas, la equitatividad covarió negativamente con la densidad arvense, un patrón que puede surgir de diferencias intraespecíficas en la mortalidad de individuos en comunidades con densidades elevadas (He *et al.* 2005). Por otra parte, en la campaña 2004-2005, la biomasa de las arvenses se incrementó significativamente conforme aumentó su densidad, mientras que en las campañas 2003-2004 y 2005-2006 no se

identificó esta relación. En la campaña 2003-2004, el incremento en la densidad de las arvenses no redujo la biomasa promedio de los individuos en el marco, lo que sugiere que los valores de densidad registrados no dieron lugar a fenómenos de denso-dependencia. Por el contrario, en la campaña 2005-2006, la densidad arvense fue más elevada (72 - 208 pl/0,25 m²) y se produjo una reducción en la biomasa promedio de los individuos arvenses conforme aumentó su densidad. Esto podría indicar que, en esta campaña, el aumento en la densidad arvense sólo compensa la pérdida en la biomasa de los individuos (biomasa promedio), dando lugar a la ausencia de relación entre la biomasa y la densidad total en el marco. Además, en esta campaña (2005-2006) la relación positiva entre la equitatividad y la biomasa arvense puede explicarse en relación a las correlaciones negativas observadas entre la densidad y la equitatividad arvense y entre la densidad de *P. rhoeas* y la biomasa del conjunto de las arvenses en los marcos. Los valores de equitatividad se incrementaron conforme la densidad de *P. rhoeas* se redujo y aumentó la de otras especies como *V. hederifolia* o *G. tricornutum*. Además, conforme la densidad de *P. rhoeas* se incrementó, la biomasa del conjunto de las arvenses en el marco disminuyó. Esto sugiere que las comunidades con equitatividad reducida estaban dominadas por *P. rhoeas*; en estas, la competencia intraespecífica fue muy elevada reduciendo la biomasa total de arvenses en el marco. Por el contrario, aquellos marcos donde la densidad arvense era menor, y la abundancia de las especies se repartió de manera más equitativa, los valores de biomasa arvense fueron más elevados.

En la campaña 2003-2004, los marcos con mayor riqueza de especies fueron los que alcanzaron mayores valores de biomasa arvense. Este efecto parece estar controlado por la densidad arvense. Los valores de riqueza y densidad de estas especies covariaron positivamente en esta campaña, de forma que los marcos con mayor densidad albergaron un mayor número de especies. Por otra parte, en esta campaña, la equitatividad arvense se redujo conforme se incrementó la densidad y especialmente la densidad de *V. hederifolia*. Esta especie contribuyó significativamente a la densidad, pero no a la biomasa arvense, en los marcos de muestreo. Por el contrario, *P. rhoeas* fue una especie poco abundante en esta campaña, pero sus individuos alcanzaron gran tamaño. Así, valores elevados de biomasa arvense estuvieron asociados tanto a la densidad como al aumento en la biomasa promedio de los individuos en el marco. El primer caso se asocia a comunidades donde la riqueza de especies y la densidad son elevadas, como aquellas dominadas por *V. hederifolia*. El segundo caso se observa en aquellos marcos donde la densidad era reducida, el reparto de las abundancias entre especies era más equitativo y la presencia de especies como *P.*

rhoeas, con individuos de gran tamaño, contribuyó a aumentar decisivamente la biomasa arvense total.

Finalmente, en la campaña 2004-2005, la relación negativa entre la equitatividad y la densidad arvense estuvo influida especialmente por la densidad de *P. rhoeas*. Los valores de densidad registrados no fueron tan elevados como en la campaña 2005-2006 lo que determinó que la relación entre la biomasa arvense y la densidad de *P. rhoeas* fuera positiva. En esta campaña, los valores de biomasa elevados ocurrieron tanto en comunidades con valores de densidad elevados, donde la biomasa fue contribuida especialmente por *P. rhoeas*, como en marcos donde la equitatividad era elevada y la biomasa estaba configurada por varias especies.

5. Conclusiones

Nuestros resultados no manifiestan con claridad un efecto de la variación en la distancia de siembra sobre la composición y la diversidad de la vegetación arvense. Esta práctica, al menos en el espacio de tiempo correspondiente a una campaña agrícola, parece representar un tipo de manejo de *baja intensidad*, que no actúa seleccionando de manera diferencial las especies arvenses presentes. En dos de las campañas analizadas, la composición florística y la diversidad biológica de las comunidades arvenses responden a los mismos condicionantes ambientales. Sin embargo no hemos observado un patrón, repetible entre campañas, que relacione los valores de diversidad biológica con las variables ambientales consideradas, sino que el año de muestreo ha condicionado fuertemente el resultado. La distribución espacial de las especies arvenses en las parcelas muestra un patrón anidado que sugiere una respuesta cualitativamente similar de las especies a las variables ambientales. Finalmente, nuestros resultados indican que la densidad, la biomasa y la distribución de las abundancias en las comunidades arvenses están relacionadas y determinan en cierta medida la biomasa producida por el cultivo. Estas relaciones no han sido suficientemente exploradas en los sistemas agrarios, pero pueden representar una oportunidad de entender la relación entre la diversidad arvense y el funcionamiento de estos sistemas.

CAPÍTULO 6. EFECTO DE LA DISTANCIA DE SIEMBRA Y DE LA DIVERSIDAD FLORÍSTICA SOBRE LA BIOMASA RADICAL DE UN TRIGO DE INVIERNO Y DE LA VEGETACIÓN ARVENSE ASOCIADA

1. Introducción

Las raíces proporcionan sustento físico y nutricional a las plantas (Barber 1995, Atkinson 2000). Mediante la liberación de diversos compuestos (rizodeposición; Jones *et al.* 2009) son también la vía de interacción entre las plantas y los microorganismos del suelo, llegando a condicionar la composición de estas comunidades (Lambers *et al.* 2009). Las raíces y sus organismos asociados influyen sobre la estructura del suelo, la estabilidad de sus agregados y, mediante cambios en el pH de la rizosfera, sobre la disponibilidad de nutrientes (Atkinson 2000, Hinsinger *et al.* 2009).

La eficiencia de las plantas en el uso de los recursos edáficos está relacionada con su capacidad para asociarse a diversos microorganismos, pero también con la tasa de crecimiento, la biomasa, la superficie, la distribución y la arquitectura del sistema radical (Casper *et al.* 2003, Lynch 2005, Berger *et al.* 2006, Dunbabin 2007). Estas características varían según las especies, lo que puede determinar diferencias en su eficiencia funcional (Lynch 2005, Liu *et al.* 2011, Pang *et al.* 2011). La eficiencia está condicionada también por otros factores como las características físicas y químicas del suelo donde se desarrolla la planta (Curt *et al.* 2001, Robinson *et al.* 2003, Gwenzi *et al.* 2011), la disponibilidad de los recursos y su distribución más o menos discontinua en el suelo (Hodge 2004, Lynch y Brown 2008, Croft *et al.* 2012). Igualmente, la presencia, número e identidad de sus vecinos pueden ser factores importantes sobre la funcionalidad vegetal (Gastine *et al.* 2003, Fargione y Tilman 2005, Berger *et al.* 2006, Afifi y Swanton 2011). En los sistemas agrarios se manifiestan esos mismos condicionantes. Las especies cultivadas presentan estrategias morfológicas y fisiológicas diferenciadas (Thorup-Kristensen y van den Boogaard 1998, Vamerali *et al.* 2003, Lynch 2005, 2007, Pang *et al.* 2011) que determinan su crecimiento radical y su eficiencia en la captura de recursos. Las prácticas de manejo pueden determinar el crecimiento de las raíces de los cultivos y de las especies arvenses asociadas, debido a su

influencia sobre la estructura y las propiedades del suelo, y sobre las relaciones entre los individuos del cultivo y entre estos y las arvenses. Por ejemplo, la intensidad del laboreo condiciona la cantidad de materia orgánica o la distribución en profundidad del carbono orgánico en el suelo (Hernanz *et al.* 2009), el riego puede reducir la porosidad de los suelos, incrementar el movimiento de las arcillas o dar lugar a una acumulación de sales en la superficie (Murray y Grant 2007), y el tipo y momento de la fertilización puede determinar la disponibilidad de nutrientes (Sweeney *et al.* 2008, Blackshaw y Molnar 2009).

Por otra parte, en sistemas no agrícolas la producción de raíces se ha relacionado con la diversidad de especies y de estrategias funcionales presentes en la comunidad (Balvanera *et al.* 2006, Hillebrand y Matthiessen 2009, Morin *et al.* 2011). En los agrosistemas esto tiene su paralelismo en los cultivos asociados, *intercropping*, donde se utilizan especies con diversas estrategias de crecimiento radical para incrementar el rendimiento global (Li *et al.* 2007). Sin embargo, las especies vegetales con las que los cultivos interactúan más a menudo son las plantas arvenses. Esto es especialmente relevante en los sistemas de agricultura ecológica, donde la densidad de plantas arvenses puede ser más elevada que en aquellos manejados con herbicidas. El efecto de estas especies sobre la biomasa y la distribución del sistema radical del cultivo podría depender de su abundancia y diversidad.

Un gran número de cultivos extensivos se siembran en líneas, con sembradoras, aunque cuando los rendimientos o la capacidad de acceso a esta maquinaria es reducida, se puede realizar con otros aperos diferentes de las sembradoras, como las abonadoras, que dan lugar a una siembra con una distancia aleatoria entre las plantas, es lo que se conoce como la siembra “a voleo”. La distancia de siembra puede modificar el patrón de ocupación del espacio por parte de los individuos del cultivo, así como su interacción con las arvenses (Weiner *et al.* 2001). De esta forma, la distribución vertical y horizontal de la biomasa radical del cultivo podría diferir en función del patrón de siembra.

1.1. Objetivos e hipótesis

En este capítulo queremos determinar el efecto de la distancia de siembra, sobre la abundancia y la distribución de la biomasa radical del cultivo y de las arvenses. La variación en la distancia de siembra puede considerarse una estrategia de manejo de la vegetación arvense, acorde con los principios de la agricultura ecológica. En el contexto de este tipo de agricultura, que incide en la utilización de la diversidad presente en los agrosistemas para

mantener la estabilidad de los mismos, también es relevante analizar si la diversidad arvense condiciona la producción de raíces de estas especies y del cultivo.

Los objetivos de este capítulo son: (1) analizar si la distancia de siembra afecta a la abundancia y a la distribución vertical y horizontal de la biomasa radical de la especie cultivada y de las especies arvenses, y si determina la competencia entre estas especies y el cultivo, y (2) determinar si la diversidad arvense condiciona la producción de raíces del cultivo y de ellas mismas.

En relación a estos objetivos nuestras hipótesis son: (1) conforme aumenta la distancia entre líneas de siembra se producirá, una menor ocupación del espacio entre líneas por parte de las raíces del cultivo o una disminución de su abundancia en profundidad, permitiendo, en ambos casos, una mayor abundancia de biomasa radical arvense. De esta forma, la siembra a distancias estrechas aumentará la ventaja competitiva del cultivo frente a las arvenses. La siembra aleatoria podría considerarse como una condición intermedia, debido a que el espacio entre plantas del cultivo puede ser muy variable y se combinan, en una misma parcela, situaciones donde varias plantas de cultivo se encuentran muy próximas entre sí y otras donde el espacio entre estas es más elevado. (2) Una mayor diversidad arvense podría favorecer un mejor aprovechamiento de los recursos por parte de estas especies. Esto revertiría en valores mayores de biomasa radical de la comunidad arvense y una disminución de la biomasa radical del cultivo. Sin embargo, la situación podría ser la contraria, si consideramos que el incremento en la diversidad arvense también podría reducir la abundancia relativa de algunas especies arvenses, modificando el balance de la competencia entre ellas y resultando en una menor competencia de la comunidad arvense con el cultivo, permitiendo un mayor desarrollo de la biomasa radical del mismo.

Para ello se realizó un experimento durante dos campañas agrícolas, en condiciones de agricultura ecológica, donde se modificó la distancia de siembra de un trigo de invierno. En ambas campañas se obtuvieron muestras de la biomasa radical y aérea del cultivo y de las arvenses y se registró la abundancia de cada especie en cada parcela.

2. Métodos

Los datos utilizados en este capítulo pertenecen a dos de las campañas agrícolas en las que se llevó a cabo el experimento de la presente tesis doctoral: 2004-2005 y 2005-2006. Las variables analizadas se registraron en el estado de encañado del trigo. El diseño general del

experimento se explica en detalle en el capítulo de Métodos generales (Capítulo 2) aunque aquí se hace una breve descripción del mismo.

2.1. Diseño experimental y variables registradas

En ambas campañas el diseño del experimento fue en bloques al azar con tres repeticiones y un tratamiento, la distancia de siembra del trigo. Los niveles del tratamiento fueron tres o cuatro, dependiendo de la campaña. En la 2004-2005: distancias entre líneas de siembra de 7, 12 y 17 cm; en la campaña 2005-2006: siembra “a voleo” y distancias de 7, 12 y 17 cm entre líneas. En cada parcela se muestrearon tres marcos de 0,5 x 0,5 m con presencia de arvenses, y dos marcos que se habían mantenido sin arvenses desde la siembra del cultivo. En cada marco se tomaron muestras de suelo para estimar la biomasa radical del cultivo y de las arvenses. El muestreo se llevó a cabo a dos profundidades: de 0 a 9 y de 9 a 18 cm, y en dos posiciones: la línea del cereal y la entre-línea, utilizando una sonda de 5 cm de diámetro. Para las muestras de la entre-línea, las sondas se centraron en el punto medio entre dos líneas de siembra o dos plantas de cereal, en el caso de la siembra “a voleo”. En el muestreo en la línea de siembra la sonda se centró sobre una planta de cultivo. Estas dos zonas, línea y entre-línea, representan los extremos de un gradiente de distribución radical en el cultivo, siendo la posición de la entre-línea la zona más distante del eje central de un individuo de cereal. Esta posición va a diferir entre las distancias de siembra. En la distancia de 7 cm, el muestreo de biomasa radical en la entre-línea solapaba con el muestreo en la línea de siembra, por lo que la sonda se dispuso algo desplazada entre una muestra y otra. Las muestras de suelo se lavaron sobre una malla de 0,5 mm y el material radical se conservó en una solución de alcohol isopropilo al 25%. Posteriormente, cada muestra se separó con cuidado en raíces pertenecientes al cereal, raíces de plantas arvenses y raíces indeterminadas. Para facilitar la identificación de las raíces se dejó parte de la biomasa aérea (1-2 cm de los tallos) en las muestras obtenidas a una profundidad entre 0 y 9 cm. Las raíces así separadas se secaron a 80°C en estufa durante 48 horas y se pesaron en balanza de precisión. Con estas muestras se obtuvo la densidad de biomasa radical (mg/cm^3) del trigo y de las arvenses (en los tres marcos muestreados donde estaban presentes) a dos profundidades (0-9 cm y 9-18 cm) y en dos posiciones (línea y entre-línea). Para ello, el volumen de cada muestra se asimiló al de un cilindro con un diámetro de 5 cm y una altura de 9 cm. La biomasa radical del cultivo y de las arvenses en la línea y la entre-línea, sin diferenciar entre profundidades, se obtuvo sumando los valores de biomasa de ambas

profundidades y expresándolos en función del volumen de un cilindro de 18 cm de altura y 5 cm de diámetro. El tipo de muestreo realizado no permite sumar la biomasa obtenida en la línea y la entre-línea para obtener una estima de la biomasa radical total del cultivo o las arvenses, ya que estaríamos infra-estimando, o sobre-estimando, estos valores en función de la distancia de siembra (Bengough *et al.* 2000). Las raíces que no pudieron ser determinadas en las muestras se eliminaron del análisis. En ningún caso el peso de las raíces indeterminadas superó el 2% del peso total de raíces en la muestra.

En los marcos muestreados también se obtuvo la biomasa aérea del trigo y de las arvenses (cuando estaban presentes) en las zonas donde se había realizado el muestreo de biomasa radical. Esto se correspondía en cada marco a las plantas enraizadas en dos círculos de 5 cm de diámetro (19,6 cm² cada uno), uno en la línea de siembra y otro en la entre-línea. La biomasa aérea se secó en estufa a 80°C durante 24 horas y se pesó separándola entre localizaciones (línea y entre-línea) y entre trigo y especies arvenses. El resto de la biomasa aérea, del trigo y de las arvenses, presente en cada marco también se recolectó y se procesó de manera similar. Finalmente en cada parcela, en los tres marcos con arvenses se registró la presencia de las diferentes especies, para obtener la riqueza (S) y la abundancia de cada una de ellas, para calcular el exponente del índice de diversidad biológica de Shannon (e^H') y el índice de equitatividad de Pielou (J; Magurran 2004).

Para cuantificar el efecto de la competencia de las arvenses se utilizaron dos índices: el índice de respuesta competitiva (CR) y el índice de importancia de la competencia (CIMP). Estos índices se adaptaron de los usados por Lamb *et al.* (2009), Brooker *et al.* (2005) y Cahill (1999). Estos índices se calculan como:

$$CR = \ln(Bmrp/Bmra)$$

donde *Bmrp* es la biomasa radical del cultivo en presencia de especies arvenses y *Bmra* es la biomasa radical del cultivo en ausencia de estas especies.

$$CIMP = (Bmrp - Bmra) / (Máx(Bmra) - \text{Min}(Bmra, Bmrp))$$

siendo *Máx(Bmra)* el máximo valor de biomasa radical de trigo observado en el conjunto de los marcos sin presencia de especies arvenses en el experimento. Mientras que *Min (Bmra, Bmrp)* es el mínimo valor de biomasa radical de trigo observado en el conjunto de los marcos muestreados en el experimento.

En cada campaña, CR y CIMP se calcularon para la biomasa radical del trigo en la línea de siembra (CR o CIMP Línea) y en la entre-línea (CR o CIMP Entre-línea). En cada caso *Bmra* se calculó como el promedio de los valores de biomasa radical del trigo (en la línea o en la

entre-línea, respectivamente) registrados en los dos marcos sin arvenses que se muestrearon en cada parcela.

El índice CR mide la intensidad de la competencia, que definimos como la reducción en la biomasa de raíces de las plantas de trigo como consecuencia de la presencia de plantas arvenses. Por su parte, CIMP mide la importancia de la competencia que definimos como el efecto de la competencia de las arvenses en la reducción de la biomasa radical del cultivo, en relación a otros factores o a las condiciones ambientales. Los valores positivos de ambos índices indican facilitación, por parte de las especies arvenses, o diferenciación en la adquisición de recursos entre el cultivo y estas especies, mientras que valores negativos cada vez mayores indican un incremento de la competencia entre el trigo y estas especies.

2.2. Análisis estadísticos

Todos los análisis estadísticos realizados se llevaron a cabo en R (R Development Core Team 2011).

2.2.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la abundancia y la distribución en el suelo de la biomasa radical de la vegetación

Las diferencias entre campañas (2004-2005 y 2005-2006) en la biomasa radical del cultivo y de las arvenses se analizaron mediante tests de la t. El efecto de la distancia de siembra (7, 12, 17 cm y “a voleo”), de la profundidad (0-9 o 9-18 cm) y de la localización del punto de muestreo en la horizontal (línea o entre-línea) sobre la biomasa radical del trigo y de las arvenses, se analizó mediante modelos lineales mixtos. Los análisis se realizaron separadamente para cada campaña y para el trigo y las especies arvenses. Las variables antes comentadas, así como todas las posibles interacciones entre ellas, se incluyeron como efectos fijos y el bloque como efecto aleatorio. Los distintos modelos se ajustaron mediante la función lme de la librería nlme (Pinheiro *et al.* 2011) y las asunciones de normalidad y homogeneidad de los residuos se comprobaron gráficamente. Cuando se encontraron diferencias significativas en los factores se realizaron comparaciones de medias mediante la prueba de Tukey-HSD. Las interacciones significativas se analizaron utilizando contrastes post-hoc de la librería phia (De Rosario-Martinez 2013).

Para analizar si la relación entre la biomasa radical y aérea, en el trigo y en las arvenses, era función de la distancia de siembra se utilizaron también modelos lineales mixtos. La distancia de siembra, la biomasa aérea correspondiente a una superficie de 19,6 cm² (círculo

del cilindro de muestreo) y la interacción entre ambas variables se incluyeron como efectos fijos y el bloque se incluyó como un efecto aleatorio. Los análisis se realizaron por separado para cada una de las campañas y para la biomasa radical del trigo y las arvenses en la línea y en la entre-línea. En el caso de las arvenses, la biomasa radical de la línea y la entre-línea se relacionó con la biomasa aérea de cada una de esas zonas. En el caso del trigo, sólo se dispone de valores de biomasa aérea correspondientes al muestreo en la línea, así que fueron estos los que se utilizaron en ambos casos. Los modelos se ajustaron mediante la función lme de la librería nlme (Pinheiro et al. 2011).

Las diferencias entre campañas de los valores de los índices CR y CIMP se analizaron mediante un test de la t. Las diferencias de estos valores entre distancias de siembra y su relación con los valores de $e^{H'}$, se analizaron mediante modelos lineales mixtos. Las variables distancia de siembra, $e^{H'}$ y la interacción entre ambas representaron efectos fijos y el bloque, un efecto aleatorio. Los análisis se realizaron independientemente para cada campaña y para cada índice.

2.2.2. Relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la biomasa radical de la vegetación

Las especies registradas en este experimento son en su mayoría anuales. Por ello, la biomasa radical cuantificada puede considerarse un buen indicador de la producción primaria desde la siembra hasta el muestreo. La relación entre la diversidad de las arvenses y la biomasa radical se analizó mediante modelos lineales, considerando como muestras independientes los valores registrados en cada marco. Esto se justifica debido al reducido efecto de la distancia de siembra y del factor bloque para explicar la variabilidad encontrada en la biomasa radical del trigo y las arvenses (ver Resultados). Las variables independientes fueron en cada caso, S, $e^{H'}$ y J, y se calcularon con los datos de presencia y abundancia de las arvenses en cada uno de los marcos muestreados. Las variables dependientes consideradas fueron: la biomasa radical del trigo, de las arvenses, y la biomasa radical total (trigo + arvenses), en la línea de siembra y en la entre-línea.

Para la interpretación de los resultados se calcularon correlaciones de Pearson entre los tres índices de diversidad (S, $e^{H'}$ y J) y la densidad de las arvenses, y entre esta última variable y la biomasa radical del trigo y de las arvenses en las dos localizaciones (línea y entre-línea). Estos análisis se realizaron independientemente para cada una de las campañas.

3. Resultados

3.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la abundancia y la distribución en el suelo de la biomasa radical de la vegetación

Los valores medios de la biomasa radical de trigo fueron mayores en la campaña 2004-2005 que en la campaña 2005-2006, tanto en la línea de siembra (2004-2005= $1,62 \pm 0,8$ mg/cm³ y 2005-2006= $0,93 \pm 0,5$ mg/cm³; t valor=3,95 p<0,001) como en la entre-línea (2004-2005= $0,38 \pm 0,39$ mg/cm³ y 2005-2006= $0,19 \pm 0,13$ mg/cm³; t valor=2,69 p=0,01). Por el contrario, los valores de la biomasa radical de las arvenses en la entre-línea fueron más elevados en la campaña 2005-2006 (2004-2005= $0,08 \pm 0,06$ mg/cm³ y 2005-2006= $0,21 \pm 0,34$ mg/cm³; t valor= -2,12 p=0,04), mientras que no existieron diferencias en los valores medios registrados en la línea (2004-2005= $0,05 \pm 0,05$ mg/cm³ y 2005-2006= $0,07 \pm 0,07$ mg/cm³; t valor= -1,55 p=0,13).

En ambas campañas, la distancia de siembra no afectó a los valores de la biomasa radical del trigo ni de las arvenses, ni a la distribución en la horizontal o en la vertical de esta biomasa (tabla 1). La variabilidad existente en la biomasa radical del trigo en ambas campañas es función de la interacción entre la profundidad y la localización en la horizontal del punto de muestreo (tabla 1, figura 1).

Biomasa radical TRIGO	2004-2005			2005-2006		
	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Intercepto	1	78,77	<0,001	1	173,59	<0,001
Distancia de siembra	2	0,57	0,56	3	1,66	0,18
Localización	1	56,29	<0,001	1	75,89	<0,001
Profundidad	1	87,46	<0,001	1	89,87	<0,001
Distancia x Localización	2	0,98	0,38	3	1,29	0,28
Distancia x Profundidad	2	1,04	0,36	3	1,34	0,26
Localización x Profundidad	1	58,66	<0,001	1	71,39	<0,001
Dist. x Prof.x Loc.	2	0,61	0,55	3	1,62	0,19
Residuos	121			125		

Biomasa radical ARVENSES	2004-2005			2005-2006		
	g.l.	F	p	g.l.	F	p
Intercepto	1	57,19	<0,001	1	6,32	0,01
Distancia de siembra	2	2,48	0,09	3	2,17	0,09
Localización	1	7,04	0,01	1	9,83	0,002
Profundidad	1	7,04	0,01	1	10,11	0,002
Distancia x Localización	2	2,64	0,08	3	1,85	0,14
Distancia x Profundidad	2	1,32	0,27	3	0,34	0,79
Localización x Profundidad	1	9,12	0,003	1	3,32	0,07
Dist. x Prof.x Loc.	2	0,15	0,87	3	0,34	0,80
Residuos	122			126		

Tabla 1. Efecto de la distancia de siembra, la posición (línea o entre-línea) y la profundidad (0-9 cm y 9-18 cm) del punto de muestreo, sobre la biomasa radical del cultivo y de las arvenses en las dos campañas analizadas (2004-2005 y 2005-2006). Valores del estadístico F, grados de libertad (g.l.) y p valor para cada uno de los efectos. Se señalan en negrita los efectos significativos ($p < 0,05$).

En la línea de siembra, los valores de biomasa radical del trigo son más elevados en los primeros 9 cm del suelo que a la profundidad de 9 a 18 cm. En la entre-línea, no existieron diferencias entre ambas profundidades (figura 1). La variabilidad en la biomasa radical de las arvenses, en la campaña 2004-2005, también se explicó por la interacción entre la profundidad y la localización del punto de muestreo en la horizontal (tabla 1). En esta campaña, la biomasa radical de las arvenses en la entre-línea es mayor en los primeros 9 cm que a una profundidad entre 9 y 18 cm; estas diferencias no se observaron en la línea de siembra (figura 2A). En la campaña 2005-2006, la interacción entre la profundidad y la localización del punto de muestreo en la horizontal no fue significativa, la biomasa radical

de las arvenses fue más elevada en la entre-línea que en la línea y a una profundidad entre 0 y 9 cm (figura 2B y 2C). En todos los análisis, el efecto del bloque fue reducido.

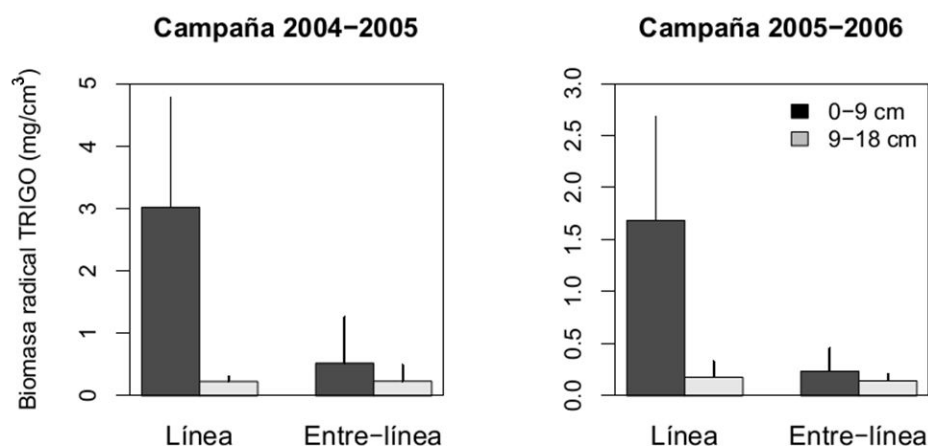


Figura 1. Valores medios y desviación estándar de la biomasa radical del trigo en dos localizaciones (línea de siembra y espacio entre-líneas) y a dos profundidades (0-9 y 9-18 cm) en cada una de las campañas analizadas.

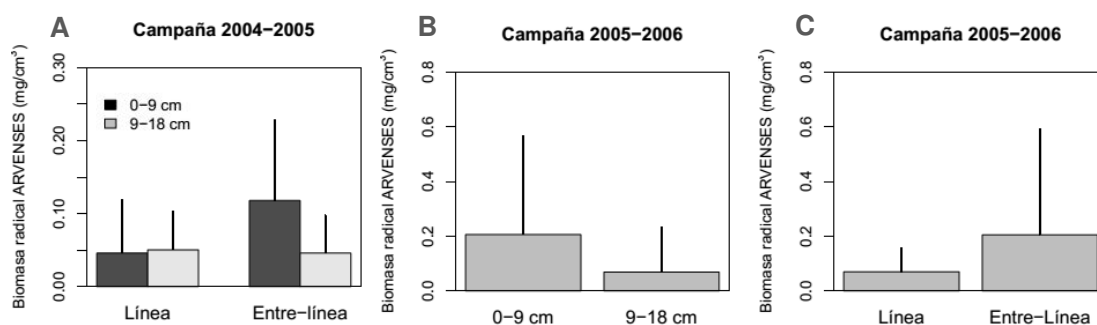


Figura 2. Valores medios y desviación estándar de la biomasa radical de las arvenses en (A) la campaña 2004-2005, mostrando la interacción existente entre la profundidad y la localización del muestreo y en (B), (C) la campaña 2005-2006. El panel (B) muestra los valores para las dos profundidades del muestreo y (C) en dos localizaciones.

En ambas campañas existió una relación positiva entre la biomasa radical y la biomasa aérea del trigo en la línea de siembra (2004-2005: $F_{1,31}=8,7$ $p=0,01$; 2005-2006: $F_{1,33}=20,9$ $p<0,001$), y entre la biomasa radical y aérea de las arvenses en la entre-línea (2004-2005: $F_{1,31}=2,73$ $p=0,1$; 2005-2006: $F_{1,33}=14,4$ $p<0,001$). La distancia de siembra no modifica ni el intercepto, ni la pendiente de estas relaciones. Es decir, los efectos de la distancia de siembra y de su

interacción con la biomasa aérea no resultaron significativos. En ninguna campaña existió una relación entre la biomasa aérea del trigo en la línea y la biomasa radical del trigo en la entre-línea (2004-2005: $F_{1,32}=0,8$ $p=0,38$; 2005-2006: $F_{1,34}=0,44$ $p=0,5$), ni entre la biomasa radical y aérea de las arvenses en la línea (2004-2005: $F_{1,30}=1,4$ $p=0,24$; 2005-2006: $F_{1,31}=0,84$ $p=0,37$).

En general, los valores de los índices CR y CIMP fueron menores (mayor competencia) en la campaña 2005-2006 que en la campaña 2004-2005. La intensidad de la competencia (CR) en la entre-línea fue mayor en la campaña 2005-2006 que en la anterior (2004-2005=0,08 y 2005-2006=-0,31; t valor=2,74 $p=0,007$). Sin embargo, no existieron diferencias entre campañas en el índice CR calculado para los valores de la línea de siembra (2004-2005=0,08 y 2005-2006=-0,12; t valor=1,5 $p=0,13$). Este patrón es similar, pero menos acentuado, cuando se analiza la diferencia entre campañas en cuanto a la importancia de la competencia (CIMP) (línea: 2004-2005=0,13 y 2005-2006=-0,03; t valor=1,44 $p=0,16$; entre-línea: 2004-2005=0,5 y 2005-2006=-0,12; t valor=1,84 $p=0,08$).

El efecto de la distancia de siembra en los valores de los índices CR y CIMP es limitado. La distancia de siembra sólo aparece como un factor significativo en la campaña 2004-2005, para explicar la variabilidad en la intensidad de la competencia (CR) en la línea de siembra (tabla 2). En esta campaña, la distancia de siembra de 12 cm presenta menores valores de este índice (CR) que las distancias de 7 y 17 cm (figura 3).

Campaña 2004-2005						Campaña 2005-2006				
Índice	Localización	Efecto	g.l.	F	p	Efecto	g.l.	F	p	
CR	Línea	Intercepto	1	1,20	0,28	Intercepto	1	1,66	0,21	
		Distancia de siembra	2	3,82	0,04	Distancia de siembra	3	1,21	0,33	
		eH'	1	8,79	0,01	eH'	1	0,22	0,64	
		Distancia x eH'	2	0,93	0,41	Distancia x eH'	3	2,37	0,09	
		Residuos	25			Residuos	25			
	Entre-línea	Intercepto	1	0,59	0,45	Intercepto	1	9,81	0,00	
		Distancia de siembra	2	1,12	0,34	Distancia de siembra	3	1,11	0,36	
		eH'	1	0,44	0,51	eH'	1	2,69	0,11	
		Distancia x eH'	2	0,89	0,42	Distancia x eH'	3	0,23	0,87	
		Residuos	26			Residuos	26			
CIMP	Línea	Intercepto	1	2,03	0,17	Intercepto	1	0,34	0,56	
		Distancia de siembra	2	0,70	0,51	Distancia de siembra	3	0,82	0,49	
		eH'	1	5,64	0,03	eH'	1	0,10	0,75	
		Distancia x eH'	2	1,20	0,32	Distancia x eH'	3	2,85	0,06	
		Residuos	26			Residuos	26			
	Entre-línea	Intercepto	1	2,29	0,14	Intercepto	1	1,54	0,23	
		Distancia de siembra	2	0,70	0,51	Distancia de siembra	3	2,13	0,12	
		eH'	1	0,78	0,38	eH'	1	3,02	0,09	
		Distancia x eH'	2	1,34	0,28	Distancia x eH'	3	0,08	0,97	
		Residuos	26			Residuos	26			

Tabla 2. Efecto de la distancia de siembra, la diversidad ($e^{H'}$) y la interacción de estas variables, sobre los valores de los índices CR (intensidad de la competencia) y CIMP (importancia de la competencia) en dos localizaciones diferentes (la línea y la entre-línea de siembra). Se muestra el estadístico F, los grados de libertad (g.l.) y el p valor de cada uno de los efectos. Se señalan en negrita los efectos significativos ($p < 0,05$).

La diversidad de las comunidades arvenses se relaciona positivamente con los índices CR y CIMP en la campaña 2004-2005 cuando estos índices se calcularon para la biomasa radical encontrada en la línea de siembra, pero no cuando se calcularon para la entre-línea (tabla 2, figura 3).

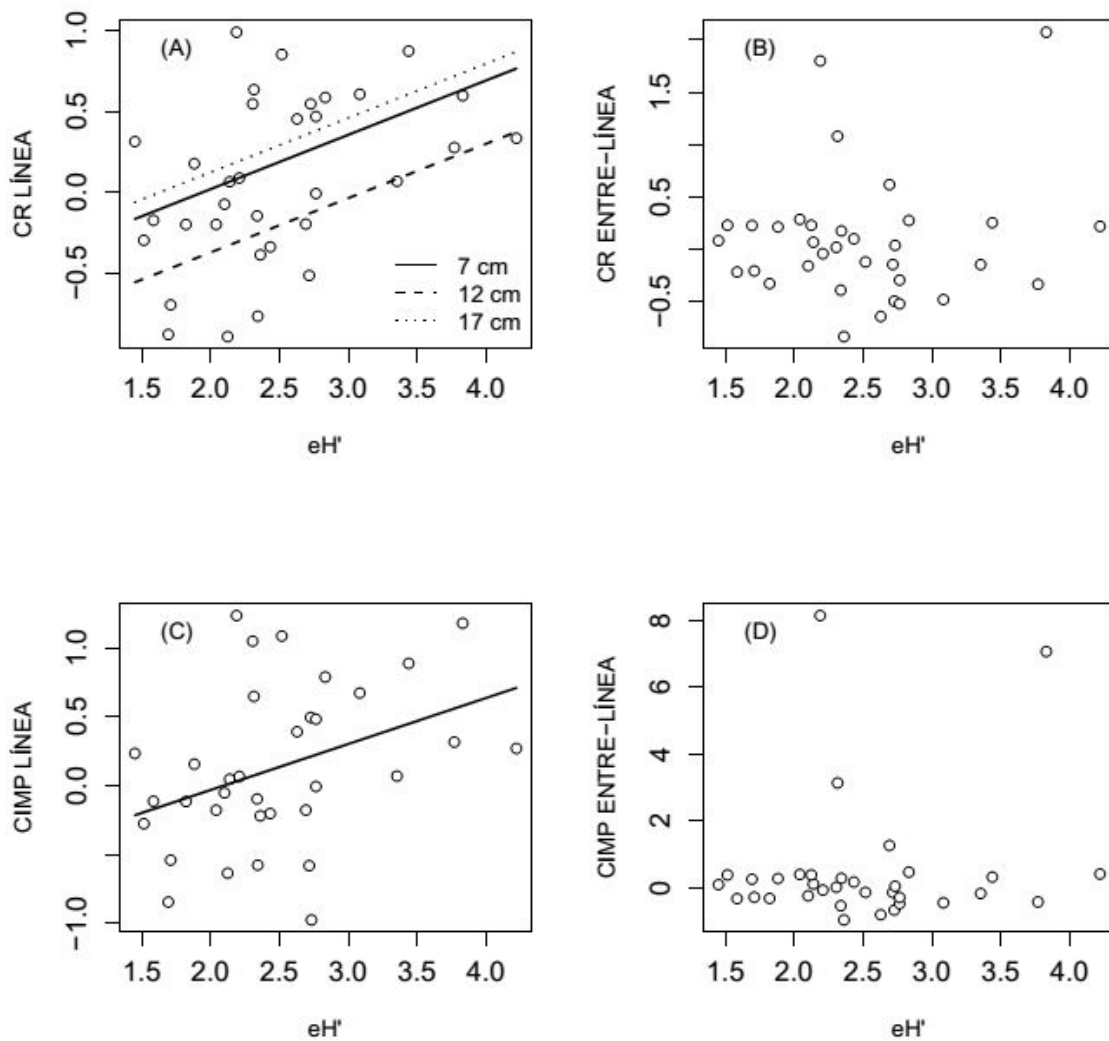


Figura 3. Relación entre la intensidad (CR) y la importancia de la competencia (CIMP) y la diversidad de las comunidades arvenses (eH') en la campaña 2004-2005 en dos localizaciones: Línea de siembra (A y C) y Entre-línea (B y D). Las líneas representan el ajuste del modelo lineal cuando la relación era significativa (C) y las diferencias en esta relación entre distancias de siembra (A).

En la campaña 2005-2006, los valores de los índices CR y CIMP no se relacionaron ni con la distancia de siembra ni con la diversidad de las comunidades arvenses (tabla 2, figura 4).

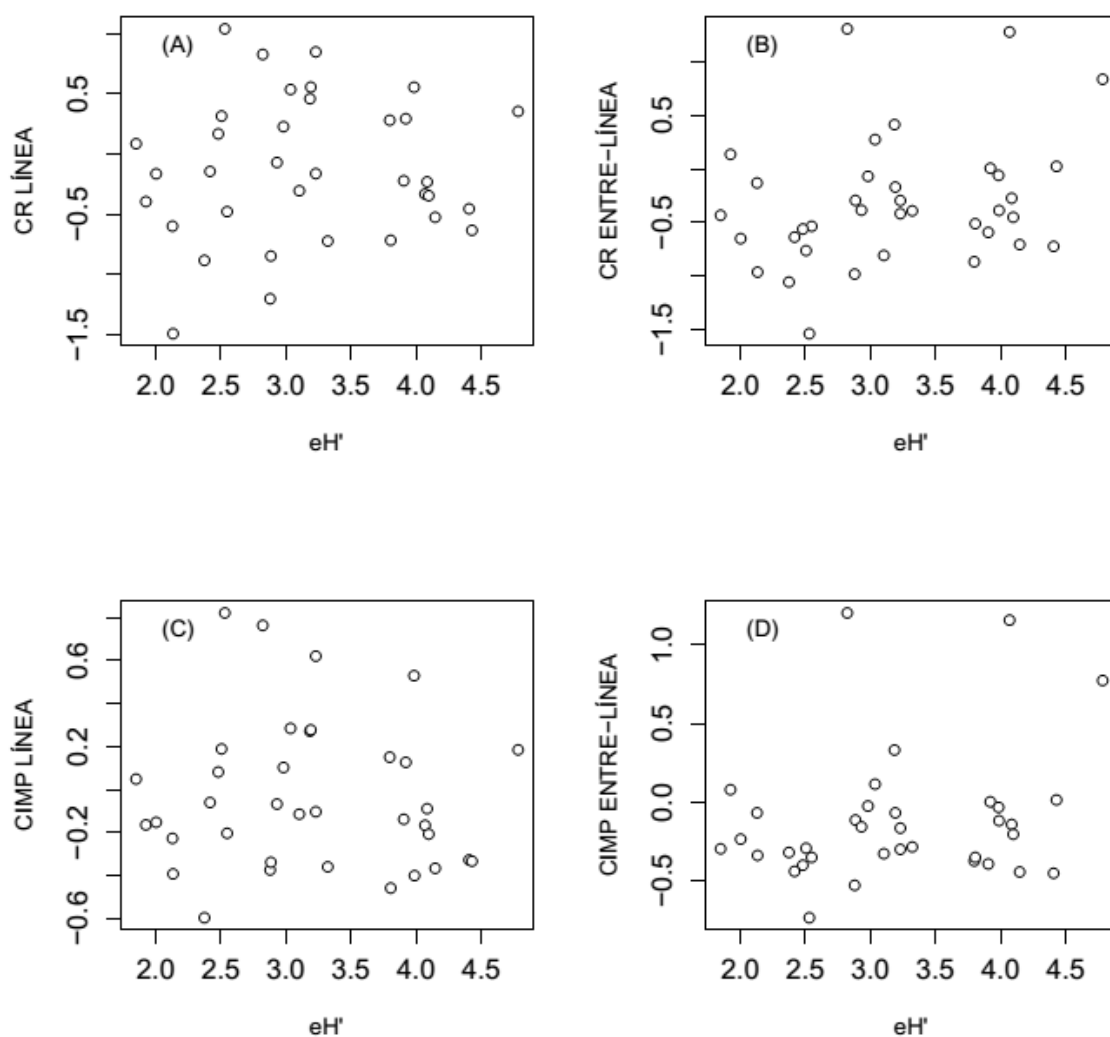


Figura 4. Relación entre la intensidad (CR) y la importancia de la competencia (CIMP) y la diversidad de las comunidades arvenses (eH') en la campaña 2005-2006 en dos localizaciones: Línea (A y C) y Entre-línea (B y D). Los análisis realizados no mostraron un efecto de la diversidad (eH') ni de la distancia de siembra sobre los índices CR o CIMP en ninguna de las localizaciones.

3.2. Relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la biomasa radical de la vegetación.

No existieron relaciones significativas entre la riqueza de especies arvenses y la biomasa radical total, del trigo o de las arvenses en ninguna de las campañas (figuras 5, 6 y 7). Los valores de los índices eH' y J se relacionaron positivamente con la biomasa radical total en la línea de siembra (campaña 2004-2005- eH' : $F_{1,31}=6,9$ $p=0,01$ $R^2=0,16$; J : $F_{1,31}=5,6$ $p=0,02$ $R^2=0,13$; figura 5), y en la entre-línea (campaña 2005-2006- eH' : $F_{1,32}=6,7$ $p=0,01$ $R^2=0,15$; J : $F_{1,32}=5,9$ $p=0,02$ $R^2=0,13$; figura 5). En la campaña 2004-2005, la biomasa radical del trigo, en la línea

de siembra, aumentó conforme los valores de la diversidad y la equitatividad de las comunidades arvenses eran mayores (e^H : $F_{1,31}=7,5$ $p=0,01$ $R^2=0,17$; J : $F_{1,31}=6,1$ $p=0,02$ $R^2=0,14$; figura 6). Estas relaciones no se observaron entre la biomasa radical arvense y los índices e^H y J ($p>0,05$ en todos los casos). En la campaña 2005-2006, los índices de diversidad considerados no explican la variabilidad existente en la biomasa radical del cultivo o de las arvenses (figura 7). Sólo existió una cierta tendencia a que la biomasa radical de las arvenses, en la línea de siembra, se incrementara conforme aumentaba la diversidad (e^H : $F_{1,34}=3,8$ $p=0,06$ $R^2=0,07$; J : $F_{1,34}=4,02$ $p=0,05$ $R^2=0,08$; figura 7).

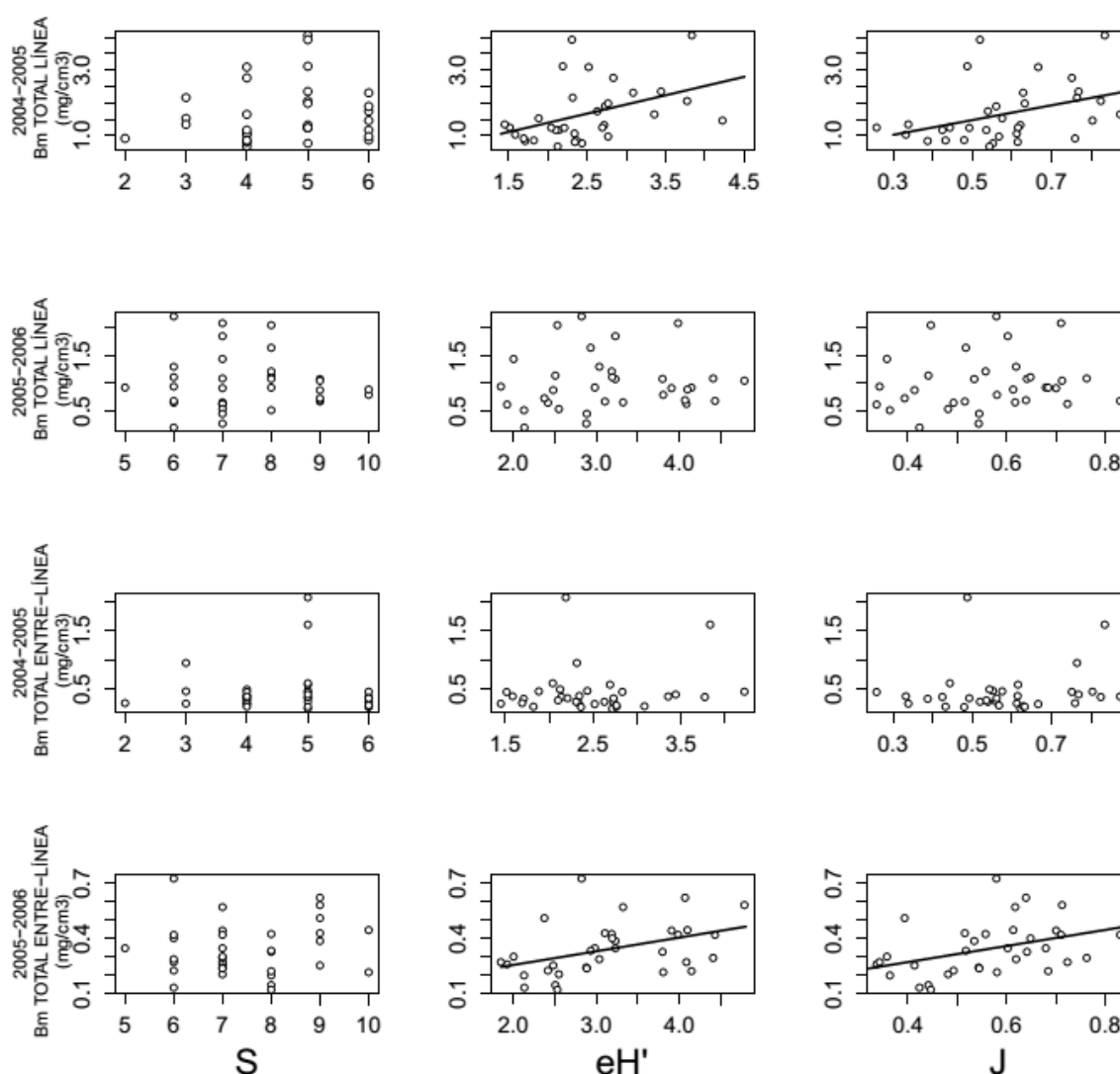


Figura 5. Relación entre los valores de los índices de diversidad (S, e^H y J) y la biomasa radical total (trigo + arvenses) en dos localizaciones diferentes (la línea y la entre-línea de siembra) en las dos campañas analizadas. Las líneas representan el ajuste del modelo lineal cuando la relación era significativa.

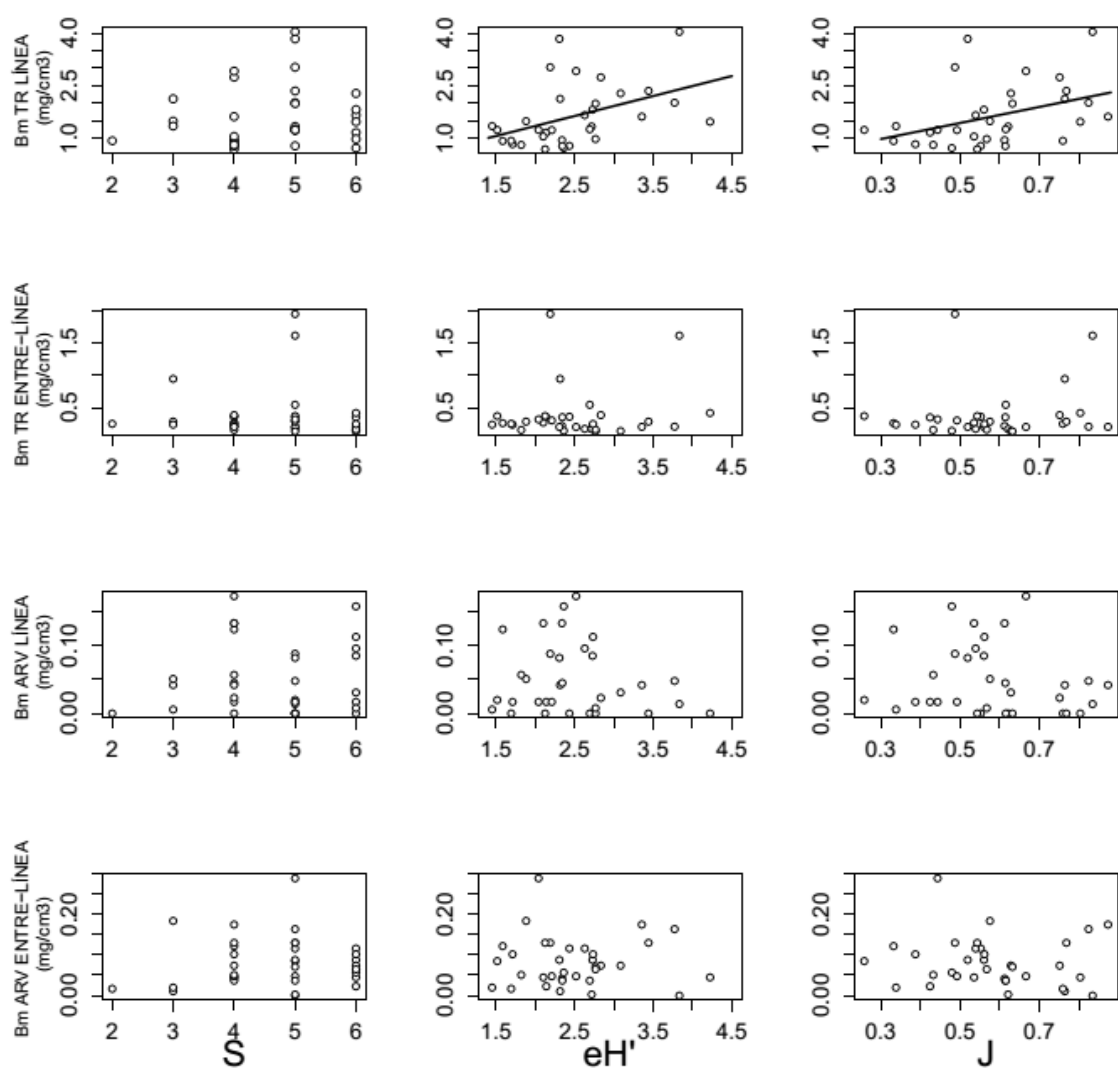


Figura 6. Relación entre los valores de los índices de diversidad (S, eH' y J) y la biomasa radical del trigo (TR) o de las arvenses (ARV) en dos localizaciones diferentes (la línea y la entre-línea de siembra) en la campaña 2004-2005. Las líneas representan el ajuste del modelo lineal cuando la relación era significativa.

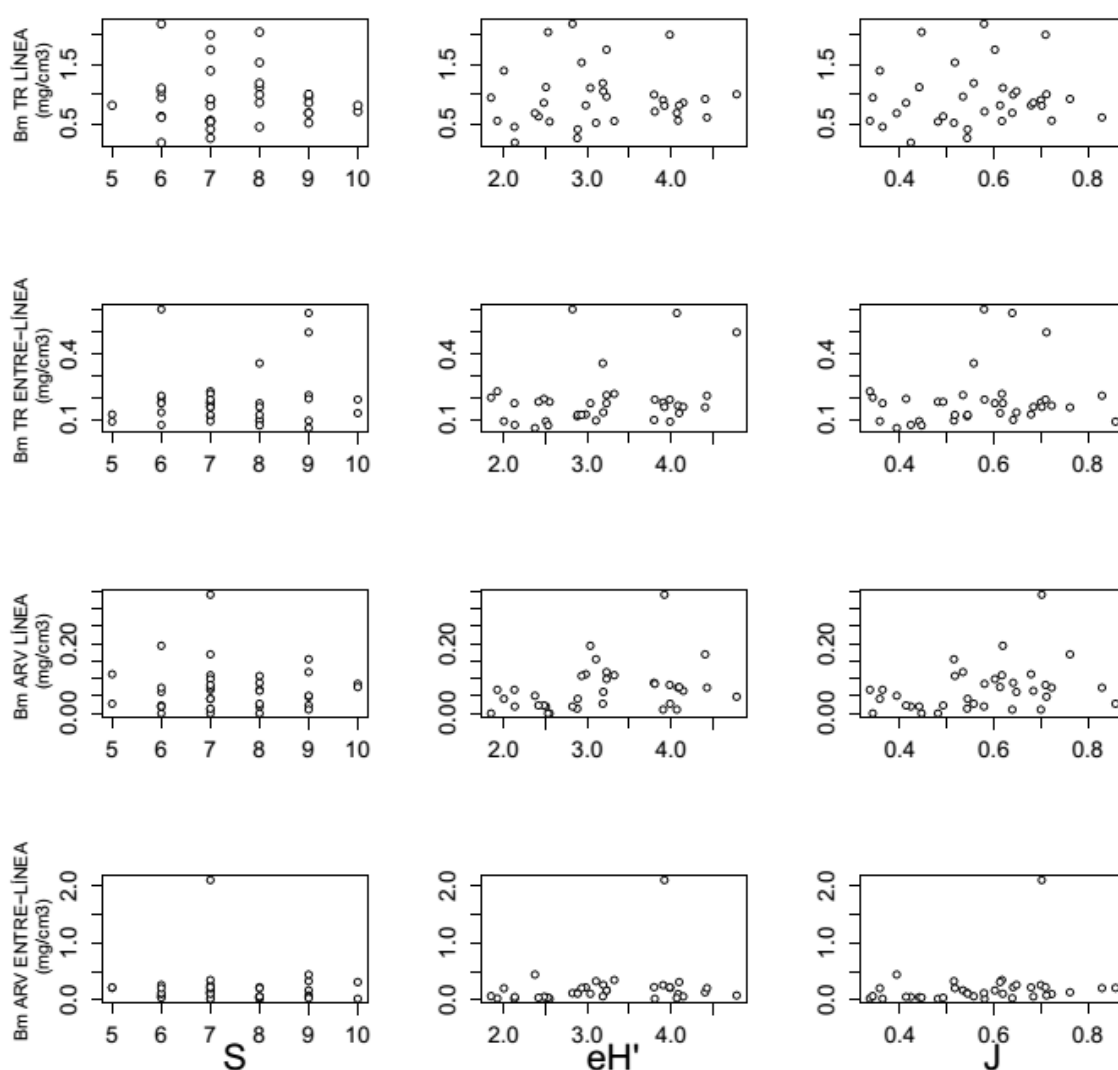


Figura 7. Relación entre los valores de los índices de diversidad (S, eH' y J) y la biomasa radical del trigo (TR) o de las arvenses (ARV) en dos localizaciones diferentes (la línea y la entre-línea de siembra) en la campaña 2005-2006.

En la campaña 2004-2005, la biomasa radical del trigo en la línea de siembra y en la entre-línea se correlacionaron positivamente ($r=0,5$ $p<0,01$), mientras que en la campaña 2005-2006 esta correlación sucede entre la biomasa radical de las arvenses en la línea y la entre-línea ($r=0,36$ $p<0,05$).

En ninguna de las campañas analizadas existió una correlación entre la densidad de arvenses y la biomasa radical de estas o del cultivo ($p>0,05$ en todos los casos). En ambas campañas, la densidad de estas especies se correlaciona negativamente con eH' y J (2004-2005: eH' $r=-0,43$ $p<0,01$; J $r=-0,44$ $p<0,01$; 2005-2006: eH' $r=-0,52$ $p<0,01$; J $r=-0,49$ $p<0,01$).

4. Discusión

4.1. Efecto de la distancia de siembra sobre la abundancia y la distribución en el suelo de la biomasa radical de la vegetación

En nuestro experimento, la distancia de siembra no dio lugar a diferencias en la abundancia o en la distribución, horizontal o en profundidad, de la biomasa radical del cultivo o de las arvenses. Los valores de biomasa radical variaron entre campañas, y en función de la posición y la profundidad del muestreo.

Otros manejos agrícolas, como el tipo de sistema de laboreo (Ozpinar y Baytekin 2006, Muñoz-Romero *et al.* 2010) o el momento y forma de fertilización y riego (Katterer *et al.* 1993, Jongrunklang *et al.* 2010), dan lugar a cierta variación de la biomasa radical en cultivos de cereal. Esto sucedió también cuando, en otros cultivos, se analizaron diferencias entre distancias de siembra. En plantaciones comerciales de tomillo (*Thymus vulgaris* L.) a diferentes distancias de siembra -15, 30 y 45 cm- y manteniendo la misma densidad no hubo diferencias estadísticas en el peso de las raíces, si bien la profundidad de enraizamiento se incrementó conforme aumentó la distancia de siembra (Al-Ramamneh 2009). En cultivos de maíz en Alemania, con distancias entre líneas de siembra de 37,5 y 75 cm, se encontró mayor densidad de raíces en las parcelas sembradas a 37,5 cm (Kuchenbuch *et al.* 2009). Si bien, las mayores diferencias entre distancias de siembra aparecieron en los primeros estadios y fueron desapareciendo conforme avanzó la campaña. En nuestro caso, el muestreo de las raíces se realizó en el pico de máximo crecimiento vegetativo y no podemos determinar si anteriormente aparecieron diferencias entre distancias de siembra. En la literatura, la relación entre la disposición espacial de los individuos de un cultivo y la biomasa de sus raíces ha recibido especial atención en cuanto a cambios en la densidad de siembra, siendo su efecto variable entre estudios (Swamy *et al.* 2003, Sharratt y Gesch 2004), y no tanto en relación a cambios en la posición de los individuos dentro de una misma densidad.

En nuestro experimento, la mayor biomasa de raíces se concentra en los primeros centímetros de suelo, tal y como se ha observado en otras zonas en cultivos de trigo (Muñoz-Romero *et al.* 2010, Liu *et al.* 2011), en otros cultivos (Kuchenbuch *et al.* 2009) o en otros sistemas como praderas (Kitchen *et al.* 2009, Mommer *et al.* 2010) o bosques (Meinen *et al.* 2009).

En nuestro experimento la localización de la biomasa radical del trigo y de las arvenses sucede preferentemente en sus zonas de enraizamiento, la línea y la entre-línea respectivamente, pero no está limitada a estas zonas. Tanto el trigo como las plantas arvenses extienden sus raíces hacia las otras zonas, si bien esto sucede de forma limitada y no dependiente de la biomasa que exista en la zona de enraizamiento. Las raíces del trigo representaron algo más del 70 y del 50 % de la biomasa radical encontrada en la entre-línea en las campañas 2004-2005 y 2005-2006, respectivamente. Por su parte las raíces de las arvenses representaron cerca del 1% de la biomasa radical en la línea de siembra. Estos resultados sugieren que las raíces del trigo sembrado en líneas o de manera aleatoria no logran ocupar todo el espacio de la entre-línea, lo que en sistemas con un elevado control de la vegetación arvense puede dar lugar a la infra utilización de los recursos aportados al sistema con las consiguientes pérdidas y lixiviado (Thorup-Kristensen y van den Boogaard 1998). Por otra parte, este espacio *libre* permite el desarrollo de las arvenses.

La intensidad y la importancia de la competencia de las arvenses fue reducida en ambas campañas y el efecto de la distancia de siembra sobre estas variables fue escaso. Esto último se relaciona con la ausencia de diferencias, entre distancias de siembra, en la abundancia y la distribución de las raíces del trigo y de las arvenses. Sólo en la campaña 2004-2005, la distancia de siembra condicionó la intensidad de la competencia en la línea de siembra, siendo esta mayor en la distancia de 12 cm que en la siembra a 17 cm, mientras que la distancia de 7 cm presentó unos valores intermedios. Las raíces de las plantas arvenses se concentran en el espacio entre líneas de siembra, por lo que esperábamos que la competencia en esta zona fuera más elevada que en la línea, y las diferencias entre distancias de siembra fueran aquí más acusadas.

Las diferencias en la biomasa radical, observadas entre campañas, se corresponden con las encontradas en la biomasa aérea en el mismo momento de muestreo: el estado de encañado del cultivo (Capítulo 5). Esto concuerda con la relación lineal existente entre la biomasa aérea y radical, tanto en el trigo como en el conjunto de las arvenses. Las plantas pueden ser consideradas organismos modulares y la localización de biomasa a los distintos módulos puede analizarse dentro de un marco de crecimiento alométrico, dependiente del tamaño total del individuo (Weiner 2004). Sin embargo, las condiciones ambientales en las que se desarrolla una planta pueden originar una variación en la localización de recursos a los diferentes módulos (Robinson *et al.* 2010, Schall *et al.* 2012). En las dos campañas estudiadas, la distancia de siembra no modifica la relación existente entre la biomasa aérea y la biomasa radical. Los cambios en las relaciones entre la biomasa localizada a los

diferentes módulos, en función de las condiciones ambientales, se han observado en estudios con tratamientos o gradientes muy contrastados (Lamb *et al.* 2007, Aikio *et al.* 2009, García Morote *et al.* 2012). En nuestro estudio, la distancia de siembra no ha dado lugar a las diferencias suficientes en la disponibilidad de recursos como para modificar esta relación.

4.2. Relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la biomasa radical de la vegetación

Nuestros resultados no muestran una relación entre la biomasa de raíces de las arvenses y la diversidad florística de estas comunidades en ninguna de las campañas. En el caso del trigo, la biomasa de raíces en la línea de siembra se relaciona lineal y positivamente con la diversidad (e^H) y la equitatividad (J) en la campaña 2004-2005. La biomasa radical del trigo representa la mayor parte de la biomasa de raíces en la línea de siembra, de forma que también existe una relación entre la biomasa de raíces total, la diversidad y la equitatividad en esta campaña. En la campaña 2005-2006 sólo encontramos una relación lineal y positiva entre la biomasa radical total en la entre-línea y los índices e^H y J .

Nuestro estudio no indica que una mayor diversidad florística permita una mayor producción de raíces en estas comunidades. Varios trabajos realizados en otros sistemas, fundamentalmente en bosques y pastizales, muestran una relación positiva entre la diversidad de las comunidades de plantas y la biomasa de raíces, aunque en algunos casos no se encontró esta relación o los resultados no fueron consistentes entre diferentes medidas de diversidad (Cahill 2003, Gastine *et al.* 2003, Lamb 2008, Lamb *et al.* 2009, Meinen *et al.* 2009, Jacob *et al.* 2013). Las respuestas positivas se han relacionado con los efectos de selección y de complementariedad (Loreau 2010). Los efectos de selección se han explicado como una mayor probabilidad de ocurrencia de especies muy productivas, o con elevada eficiencia en la extracción de recursos, en las comunidades más diversas (Mommer *et al.* 2010, Laclau *et al.* 2013). Entre las especies arvenses, varias presentan una elevada capacidad de extracción de nutrientes del suelo (Freyman *et al.* 1989, Liebman *et al.* 2001, Sweeney *et al.* 2008). Por ello podría esperarse que los marcos con mayor diversidad arvense incluyeran, con mayor probabilidad, especies con esa capacidad. Una posible razón para explicar la ausencia de una relación, entre la biomasa radical y la diversidad arvense, podría ser que el registro de estas variables se hizo a diferente escala de detalle. La relación analizada se corresponde con la diversidad arvense a escala de marco y la biomasa de

raíces, de estas especies, observada a una escala más reducida (Lamb 2008). Los efectos de complementariedad se han ejemplificado por un incremento en la profundidad media de enraizamiento de la comunidad, que permite una cierta diferenciación entre especies en la localización del sistema radical (Mueller *et al.* 2013), o por una óptima ocupación del volumen del suelo y el acceso a mayor cantidad de recursos limitantes en comunidades más diversas (Brassard *et al.* 2013, Mueller *et al.* 2013). En nuestro caso, no hemos analizado si las especies arvenses encontradas presentaban diferencias en cuanto a la profundidad de enraizamiento o a otros caracteres morfológicos que permitieran una optimización en el uso de los recursos del suelo. Sin embargo, no hemos observado que la proporción de raíces arvenses localizadas a mayor profundidad se incrementase conforme la diversidad florística era mayor (datos no mostrados). Otros mecanismos que pudieran haber facilitado el incremento en la biomasa radical de estas comunidades, como la reducción en la abundancia de patógenos específicos en comunidades diversas en comparación a monocultivos (de Kroon *et al.* 2012), podrían estar actuando a otras escalas temporales y espaciales diferentes de las analizadas en este trabajo.

Nuestros resultados tampoco muestran un efecto, consistente entre campañas, de la diversidad arvense sobre la producción de raíces por el cultivo. Mientras que en la campaña 2004-2005 se observa un efecto positivo de la diversidad y la equitatividad, esta relación no aparece en la campaña 2005-2006. La asociación entre la biomasa radical del trigo y la diversidad arvense podría depender, en parte, de la interrelación entre la biomasa radical del mismo y la biomasa y densidad arvenses, y entre estas últimas y los índices de diversidad.

En la campaña 2004-2005, tanto la intensidad como la importancia de la competencia en la línea de siembra disminuyen conforme aumenta e^H , lo que indica que el efecto de las arvenses sobre la producción de raíces del trigo está influido por la diversidad florística existente. Este efecto podría estar mediado por la densidad arvense. En las campañas analizadas existe una relación negativa entre los índices de diversidad y la densidad de plantas arvenses; en los marcos más diversos y con mayor biomasa radical de trigo hay también una menor densidad de estas especies. No hemos detectado, en ninguna de las campañas, una relación que indique que los valores elevados de densidad arvense lleven asociados una reducción en la biomasa radical del trigo. Sin embargo, hemos observado una relación lineal entre las biomasa aérea y radical del trigo, y en la campaña 2004-2005, una relación positiva entre la densidad y la biomasa aérea de las especies arvenses y una relación negativa entre la biomasa aérea del trigo y de las arvenses (ver Capítulo 5). Esto

último no se observa en la campaña 2005-2006, lo que podría explicar las diferencias entre campañas del efecto de la diversidad arvense sobre la biomasa radical del cultivo.

La densidad de plantas arvenses y la proporción en la que se encuentran las diferentes especies podría, entonces, condicionar la biomasa radical de la comunidad arvense y el efecto de estas especies sobre el cultivo. Esta idea podría relacionarse con el hecho de que, dentro de rangos de riqueza relativamente amplios en los marcos muestreados (entre 2 y 6 especies arvenses en la campaña 2004-2005, y entre 5 y 10 especies en la campaña 2005-2006), el incremento en el número de especies no tenga un efecto sobre la biomasa radical del cultivo, mientras que en la campaña 2004-2005 cambios en la equitatividad sí condicionan esa biomasa. Es importante desentrañar los condicionantes bióticos y abióticos que dan lugar en cada caso a la existencia de relaciones entre la diversidad, la densidad y la biomasa arvense y que condicionan la relación de estas variables con la biomasa del cultivo. Estos factores podrían estar asociados tanto con efectos de denso-dependencia, dentro de cada una de las poblaciones arvenses, como con los caracteres biológicos propios de cada especie o la disponibilidad de recursos en cada una de las situaciones.

5. Conclusiones

Nuestros resultados no muestran que las siembras a distancias cortas (7, 12 cm) supongan una ocupación más eficiente del espacio entre líneas por parte de las raíces del cultivo, respecto a una siembra a distancias mayores (17 cm) o una siembra aleatoria. La ocupación de este espacio por las raíces del cultivo es variable entre las campañas analizadas. La distribución vertical de las raíces del cultivo tampoco se diferencia entre distancias cortas y los otros tipos de siembra. La abundancia y la distribución, en la horizontal y en la vertical, de las raíces de la vegetación arvense tampoco difieren entre distancias de siembra. La ausencia de un efecto del patrón de siembra sobre la biomasa radical se relaciona con la falta de efecto de este tratamiento sobre la intensidad y la importancia de la competencia entre el cultivo y la vegetación arvense. Sólo en una campaña y en la línea de siembra aparecen diferencias entre distancias.

Nuestros resultados no indican que la diversidad arvense afecte la producción de raíces de estas especies. No hemos explorado los mecanismos que lo explican, pero podría relacionarse con la ausencia de diferencias, entre especies arvenses, en caracteres

morfológicos que permitiese la complementariedad y el mejor aprovechamiento de los recursos del suelo en comunidades más diversas, o porque los mecanismos que pudieran dar lugar a la facilitación operen a otras escalas que las analizadas en este trabajo. El hecho de que la relación entre la diversidad arvense y la producción de raíces, por parte del cultivo, no sea consistente entre campañas podría deberse a que esta relación dependa, a su vez, de la interrelación entre la diversidad, la densidad y la biomasa.

En este estudio hemos usado el método de extracción de parte del sistema radical y la obtención del peso de las raíces, para determinar el efecto de la distancia de siembra y de la diversidad arvense sobre la biomasa radical. Nuestros resultados sugieren que dada la variabilidad existente en las muestras sería conveniente utilizar un tamaño muestral más elevado cuando utilizamos esta aproximación.

CAPÍTULO 7. DISCUSIÓN GENERAL

Este capítulo pretende discutir de forma integrada los resultados obtenidos en los capítulos anteriores de la memoria. Se discuten también algunas consideraciones metodológicas, y se sugieren enfoques y perspectivas a tener en cuenta en futuros trabajos.

1. Condicionantes al uso del patrón de siembra como técnica de manejo de la vegetación arvense

En el contexto de una agricultura ecológica, el manejo de las especies arvense debe sustentarse en los propios elementos del sistema y en el conocimiento de las relaciones entre los ellos. Uno coherente con este enfoque es el manejo de las especies arvense mediante cambios en el patrón de siembra del cultivo. Varios trabajos realizados en el norte de Europa han destacado que, en cultivos de cereal, un patrón de siembra completamente uniforme permitiría una reducción en la abundancia de las especies arvense, respecto a una siembra con cortas distancias entre líneas (12,8cm; Weiner *et al.* 2001, Olsen *et al.* 2005a). Este patrón no puede lograrse con las sembradoras actuales, y en nuestro trabajo hemos analizado si disminuir al máximo la distancia entre líneas de siembra, hasta 7 cm, permitiría también reducir la abundancia de la vegetación arvense, comparando la respuesta con patrones a distancias mayores y con un patrón aleatorio. Nuestros resultados, a lo largo de tres campañas agrícolas, no han mostrado diferencias significativas entre los patrones analizados, ni en el crecimiento, rendimiento, y atributos morfofuncionales del cultivo, ni en el tamaño, supervivencia, reproducción, composición y diversidad de la vegetación arvense (Capítulos 3, 4, 5 y 6).

Los resultados obtenidos en este experimento apoyan la hipótesis antes mencionada, de que sólo una distribución espacial muy uniforme de las plantas del cultivo generaría una respuesta notable en la estructura de la vegetación arvense, mayor que otros patrones de siembra en líneas. Una posible hipótesis es que el cultivo podría compensar, en cierta medida, la geometría de la plantación mediante la variación de algunos caracteres. En este trabajo no se observan respuestas nítidas a las distancias de siembra de caracteres

relacionados con la intercepción de la luz, como pueden ser el área foliar específica (SLA) o la altura (Capítulo 4). Sin embargo, la adaptación del cultivo al patrón de siembra puede haber estado relacionada con otros aspectos no considerados en este estudio, como cambios en la orientación de los tallos y las hojas hacia las zonas de mayor disponibilidad de luz o el incremento de la longitud y de la densidad de los pelos radicales.

Independientemente del mecanismo asociado, los resultados de este experimento no muestran grandes diferencias entre los patrones de siembra analizados, en la luz y los recursos del suelo potencialmente disponibles para las arvenses. La distribución y abundancia de las raíces del cultivo es similar entre distancias de siembra (Capítulo 6), mientras que la PAR transmitida sólo difirió entre patrones de siembra en el estado de encañado donde la distancia de 17 cm registró, en promedio, mayores valores de PAR transmitida que las distancias de 7 y 12 cm, no obteniéndose respuesta diferencial en la siembra aleatoria (Capítulo 4).

Hay que considerar que las respuestas de la vegetación arvense a los patrones de siembra podrían estar condicionadas por varios factores no contemplados en el estudio. Se espera que cuanto más uniforme sea el patrón de siembra, el cultivo ocupe el espacio disponible también de manera más uniforme, y por tanto, se reduzcan los recursos disponibles para las arvenses. Conforme se reduce la distancia entre líneas de siembra, los individuos del cultivo se encuentran más próximos entre líneas, mientras que su separación dentro de una línea de siembra aumenta. Esto condiciona que la distancia media entre los individuos del cultivo y las plantas arvenses sea menor. Esta configuración, considerando la existencia de una cierta ventaja inicial del cultivo respecto a las especies arvenses, favorecería en principio el desarrollo del cultivo frente a estas últimas, cuya presencia o abundancia se vería disminuida. La ventaja inicial del cultivo se asocia a un mayor tamaño de las plántulas de este frente a las de las especies arvenses, bien por la existencia de un retardo temporal en la emergencia de las arvenses o por una diferencia contrastada entre el tamaño de las semillas de estas especies con respecto a las del cultivo (Weiner *et al.* 2001).

El éxito de un manejo basado en el patrón de siembra dependerá por tanto de que esta ventaja inicial se mantenga, consideración que puede estar condicionada a la morfología y a la estrategia de crecimiento de las diferentes especies arvenses. En este sentido, varios caracteres pueden influir sobre la efectividad del patrón de siembra (Weiner *et al.* 2001, Olsen *et al.* 2005a, Olsen *et al.* 2005b, Olsen *et al.* 2006). Por ejemplo, la presencia de un rizoma, la posesión de tallos reptantes o trepadores, una elevada tasa de crecimiento o una

fenología temprana, entre otros atributos, pueden conferir ciertas ventajas a las especies arvenses minimizando o incluso anulando la ventaja inicial del cultivo (Connolly y Wayne 1996, Mohler 2001). En nuestro experimento la mayor parte de las arvenses presentes podrían haber sido susceptibles de un efecto del patrón de siembra si bien encontramos especies con algunos de los atributos antes referidos. Por ejemplo, *C. draba* es una especie rizomatosa, *G. tricornutum* presenta tallos trepadores y *V. hederifolia* muestra una fenología algo más temprana que el resto de las especies. Por su parte *A. sterilis*, merece especial consideración. Se trata de una especie con una morfología y una estrategia de crecimiento similar a la del cultivo y con cierta tolerancia a la competencia por parte de este. Estas características pueden haber concedido a esta especie independencia del patrón de siembra. En los estudios realizados en el norte de Europa, Olsen et al. (2006) muestran que el efecto del patrón de siembra de un trigo de primavera (uniforme frente a líneas separadas 12,8 cm) es menos evidente en la especie que presentaba una germinación más temprana y un crecimiento inicial más vigoroso (*Sinapis alba*) que en el caso de las otras tres especies estudiadas (*Lolium multiflorum* Lam., *Chenopodium album* L. y *Stellaria media* (L.) Vill. Igualmente una siembra uniforme de un trigo de invierno, frente a un patrón en líneas, redujo en un 10 y un 25 %, respectivamente, la biomasa de *Matricaria perforata* Merat y *Brassica napus* L., pero sólo en un 4 % la de *P. rhoeas*, (Olsen et al. 2005a). Esta condicionalidad a la especie arvense considerada se muestra en cierta medida en nuestro estudio. No encontramos un efecto del patrón de siembra sobre el conjunto de la vegetación arvense y sólo en una campaña la biomasa de *A. sterilis* registra diferencias entre la siembra aleatoria y las siembras en líneas. Sin embargo, en todas las campañas la vegetación arvense espontánea se ve afectada de alguna forma por el patrón de siembra.

Además de la posesión de ciertos atributos morfofuncionales, en el contexto del manejo de las especies arvenses resulta interesante considerar la capacidad reconocida de las especies arvenses para responder morfológicamente a cambios en las condiciones ambientales. Parte de esta capacidad es el resultado de la existencia de plasticidad fenotípica, que puede definirse como: cambios inducidos ambientalmente en la expresión de determinados caracteres, y se ha propuesto como una adaptación de los organismos frente a la variabilidad ambiental en el espacio y en el tiempo (Bradshaw et al. 1965, Sultan 1995). Se ha sugerido que la existencia de plasticidad fenotípica en las plantas les permite compensar la reducción del crecimiento que experimentan al disminuir la disponibilidad de recursos (Sultan 2000). Algunos de nuestros resultados (Capítulo 4) muestran que, a escalas de

mucho detalle espacial, las especies arvenses responden a la intensidad de la luz, tanto en el estado de ahijamiento como en el de encañado del cereal, y también a la densidad de plantas vecinas de la misma especie. En concreto, *P. rhoeas*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies arvenses poco abundantes respondieron aumentando su altura ante situaciones de reducida intensidad de PAR, en el estado de ahijamiento y encañado (en este último sólo *P. rhoeas* y *G. tricornutum*). Excepto *P. rhoeas*, las especies analizadas tendieron a aumentar su altura frente al aumento de la densidad de las plantas vecinas de la misma especie. La ausencia de una relación entre la biomasa de los individuos de las especies analizadas y los valores registrados de PAR en nuestro experimento podría interpretarse como la existencia de diferentes estrategias válidas para mantener la ganancia de carbono en situaciones de sombra.

Varios trabajos señalan la posibilidad de que la plasticidad fenotípica se seleccione positivamente en aquellos sistemas ambientalmente más variables, donde asumir un fenotipo especializado puede ser muy costoso (Callaway *et al.* 2003, Portsmouth y Niinemets 2007). En las especies arvenses, la existencia de plasticidad fenotípica puede ser un carácter ventajoso (Cavero *et al.* 2000) en un ambiente donde algunos recursos, como la luz, son espacialmente heterogéneos o presentan una elevada variabilidad temporal (Semchenko y Zobel 2005). No obstante, aunque la plasticidad puede incrementar la eficacia biológica de los individuos, debe existir una limitación a la misma. Por ejemplo, la plasticidad puede tener también unos costes expresados como una reducción en la eficacia biológica de un organismo que es capaz de exhibir cierta plasticidad respecto a uno que produce un fenotipo similar a través de un desarrollo fijado (Van Kleunen y Fischer 2005). En las arvenses, ciertas especies pueden verse favorecidas al presentar una estrategia muy especializada; por ejemplo, en los estratos inferiores del dosel del cultivo los niveles de PAR son en general reducidos y es un hábitat idóneo para especies muy tolerantes a la sombra.

En nuestro experimento, las respuestas morfológicas observadas en algunas especies frente a valores reducidos de la PAR, no podemos interpretarlas con seguridad como respuestas plásticas. En el estudio no se ha registrado por separado la biomasa de tallos y hojas. Por tanto, no ha sido posible determinar si la localización de recursos muestra cierta preferencia hacia esas estructuras. Por ejemplo, el aumento en altura puede lograrse tanto aumentando la biomasa de los tallos, como elongando estos mientras su biomasa se mantiene. Por su parte, el incremento del cociente de área foliar (LAR) puede derivarse

tanto de cambios morfológicos, aumentando el área foliar específica (SLA), como aumentando la fracción de biomasa foliar (LWR), el otro componente del LAR.

Parte de la variabilidad fenotípica de las arvenses procede también de la variabilidad genética presente dentro de la población y en cierta medida del crecimiento alométrico característico de las plantas (Müller *et al.* 2000, Van Kleunen y Fischer 2005). Estas suelen presentar proporcionalmente más biomasa radical cuando son pequeñas, mientras que conforme crecen localizan más recursos hacia la parte aérea (Weiner 2004). En cierto modo, el crecimiento alométrico permite a las plantas adecuarse a las condiciones ambientales y evolutivamente es menos costoso que la selección de una respuesta plástica (Weiner 2004, Semchenko y Zobel 2005).

2. El papel de la biodiversidad arvense para entender la relación entre el manejo agrícola, la producción del cultivo y la abundancia de la vegetación arvense

La idea generalizada de que “las especies arvenses reducen el rendimiento de los cultivos” debería ser encuadrada en una escala temporal y espacial determinada y, referirse a cada especie arvense por separado, para estar provista de sentido. La producción del cultivo depende no sólo de la presencia de plantas arvenses, sino de las condiciones climáticas, de la fertilidad del suelo y de la interacción del cultivo con herbívoros, patógenos y otros organismos. A igualdad del resto de condiciones, un cultivo con malas hierbas tendrá menor rendimiento que otro en el que éstas estén ausentes. Sin embargo, esa consideración se ajusta poco a la realidad del manejo agrícola. El propio objetivo de eliminar las malas hierbas resulta ingenuo, como a lo largo de los últimos años han demostrado los intentos de control más intensivos (Shaner 2014), y apenas se tienen en cuenta los insumos necesarios para el control de la malas hierbas y la pérdida de los servicios ecosistémicos asociados a ellas (Hyvönen y Huusela-Veistola 2008, Shennan 2008, Carvalheiro *et al.* 2011, Petit *et al.* 2011, Yang *et al.* 2012, Storkey *et al.* 2013).

Existe, por tanto, un argumento funcional en la conservación de este tipo de especies como parte activa y relevante del funcionamiento del sistema agrícola. En este contexto parece relevante analizar el efecto del tipo de manejo sobre diferentes propiedades de la estructura de las comunidades arvenses. En especial si consideramos que dentro del conjunto de factores físicos y biológicos que pueden actuar sobre esta estructura, el manejo es el que posiblemente sea más fácilmente controlable. Nuestros resultados no han

mostrado ningún efecto de la variación en el patrón de siembra sobre la diversidad y la composición de las comunidades arvenses (Capítulo 5), en concordancia con la ausencia de una relación entre la distancia de siembra y la abundancia (densidad y biomasa) de las plantas arvenses (Capítulo 3).

De especial interés para la gestión es la relación entre el manejo, la diversidad arvense y su efecto sobre el cultivo. En coherencia con esta idea, en este estudio también se ha analizado la relación entre la diversidad de la vegetación arvense (S , $e^{H'}$ y J) y la biomasa (radical y aérea) del trigo y de esta misma vegetación (Capítulos 5 y 6). En pocos casos hemos observado una relación significativa entre la diversidad y la biomasa, pero en los casos en que esto se ha observado, ambas variables han covariado positivamente. Al no haber controlado experimentalmente la diversidad florística la posibilidad de una relación causa-efecto debe ser interpretada con cautela. Los resultados muestran también que diversidad ($e^{H'}$) y equitatividad (J) covarían negativamente con la densidad de las plantas arvenses en las tres campañas analizadas. Ambos tipos de resultados sugieren que la relación entre la biomasa del cultivo y la diversidad arvense podría estar condicionada por una interrelación compleja entre la densidad y la biomasa arvenses, relación que podría variar entre campañas agrícolas (Capítulo 5). Estas interrelaciones han sido poco estudiadas en sistemas agrícolas (Hawes *et al.* 2010, Poggio y Ghera 2011), y podrían ser importantes para comprender los efectos de la diversidad y abundancia de la vegetación arvense sobre la producción del cultivo. Para este objetivo resulta de interés el uso de caracteres morfofuncionales y de parámetros de diversidad funcional (Laliberté y Legendre 2010, Fried *et al.* 2012, Guerrero *et al.* 2014). Por ejemplo, algunos autores sugieren que las diferencias morfofuncionales entre el cultivo y la comunidad arvense puede ser un factor importante que condicione el rendimiento de los cultivos (Navas 2012).

3. La distribución de las plantas arvenses en la parcela y el efecto de las condiciones locales sobre su crecimiento

Nuestra comprensión de las relaciones entre las especies puede mejorar incorporando medidas sobre la distribución de estas en el espacio. Estudios realizados en pastizales han mostrado la influencia de la distribución de los individuos sobre la coexistencia de las especies y el funcionamiento de estas comunidades herbáceas (Stoll y Prati 2001, Lamošová

et al. 2010, Pottier y Evette 2011). En agronomía, la relación entre la disposición de las plantas arvenses en la parcela, la diversidad de estas comunidades y la producción del cultivo no se ha estudiado con profundidad. Por otra parte, el efecto de los manejos sobre las plantas arvenses se analiza, a menudo, tomando como referencia una determinada unidad de superficie (la parcela, los marcos de muestreo...). Sin embargo, el desarrollo de los individuos puede responder a las condiciones locales en mayor medida que a las condiciones más generales impuestas por un determinado tipo de manejo en la parcela. Por tanto, una escala de gran detalle espacial (con el individuo como unidad de análisis), puede ofrecernos información relevante para entender las relaciones entre las especies arvenses y el cultivo.

En este estudio se ha caracterizado el efecto de las condiciones locales sobre la supervivencia, desarrollo y reproducción de individuos de *A. sterilis* (Capítulo 3). Estas condiciones se definieron como la distancia de los individuos a la planta de cultivo y al vecino arvense más cercano y la especie a la que este vecino pertenecía. Los resultados muestran que las especies arvenses suelen situarse más cercanas a otras arvenses que al cultivo. En este estudio, la posición espacial relativa de los individuos no afectó al tamaño (ADT) ni al número de espiguillas producido por *A. sterilis*. Puede pensarse como hipótesis que el cultivo genere un ambiente lumínico uniforme, que anulara los efectos de la distribución relativa de las plantas. Los resultados del capítulo 4 muestran que no existen diferencias entre patrones de siembra en la PAR transmitida a través del dosel del cultivo, pero que existe cierta variabilidad en el conjunto de los marcos de muestreo. Es posible que en este estudio sea esta la escala a la que responden las plantas arvenses, siendo de menor importancia la posición dentro del marco. Los resultados obtenidos pueden interpretarse también considerando las condiciones climáticas de la campaña estudiada, particularmente seca, restringiendo el acceso de las plantas a los nutrientes y al agua, minimizando así su crecimiento y el efecto de la posición relativa de los individuos.

CAPÍTULO 8. CONCLUSIONES

1. En este experimento, la reducción de la distancia entre líneas de siembra respecto a una siembra a distancias estándar o a un patrón de siembra aleatorio, no ha conllevado mejoras significativas en el rendimiento del cultivo ni ha disminuido significativamente la abundancia de la vegetación arvense. Nuestros resultados han sido consistentes en las tres campañas analizadas, a pesar de las diferentes condiciones meteorológicas y de abundancia de arvenses registradas en ellas. El resultado podría explicarse por la plasticidad en el crecimiento del cultivo, que podría compensar la respuesta de la vegetación al patrón espacial analizado en el experimento. El patrón de siembra estudiado tampoco afectó significativamente a la supervivencia de las plantas arvenses. Esta variable muestra sin embargo una relación lineal negativa con la densidad inicial de la vegetación arvense.

2. La variación en el patrón de siembra tuvo un efecto limitado sobre la transmisión de la luz (radiación fotosintéticamente activa; PAR) a través de la vegetación. Las diferencias sólo fueron observables en el estado de encañado, cuando el desarrollo vegetativo del cultivo se encontraba cercano a su máximo. En este estado, la distancia de siembra de 17 cm registró, en promedio, mayores valores de PAR transmitida que las correspondientes a 7 y 12 cm. Los valores de PAR transmitida registrados en un patrón de siembra aleatoria no difirieron significativamente de los obtenidos en las siembras en línea. La PAR transmitida hasta el suelo fue menor en presencia de arvenses que en ausencia de estas, de forma independiente al tipo de patrón de siembra analizado.

3. A pesar de la relación entre los patrones de siembra y la variación de la PAR transmitida en el estado de encañado, no se observa ninguna relación entre las diferentes distancias de siembra y los atributos morfofuncionales de la vegetación analizada (cultivo y especies arvenses). La variación en el patrón de siembra no afectó a la altura, al área foliar ni al cociente de área foliar del cultivo (LAR) ni de la vegetación arvense. El área foliar específica del cultivo (SLA) tampoco difirió entre los patrones de siembra ensayados.

4. La variabilidad espacial en la PAR transmitida a través del dosel del cultivo se relaciona con factores que se expresan a una escala de mayor detalle espacial que la correspondiente a los patrones de siembra. Ajustar los patrones de siembra a distancias exactas entre líneas, acordes con los procesos que actúan a escalas de gran detalle espacial, requiere de una tecnología de siembra poco accesible a la mayoría de los agricultores (maquinaria de siembra muy sofisticada). Los resultados muestran que las plantas arvenses responden a la PAR transmitida a través del dosel del cultivo variando algunos aspectos de su morfología. En un estado temprano de desarrollo del cultivo (ahijamiento), las especies estudiadas incrementaron su altura al disminuir la PAR, y al aumentar la abundancia del resto de las arvenses con las que coexisten. El resultado da idea de una estrategia de evitación de ambientes poco iluminados a escalas de mucho detalle espacial. En un estado posterior del desarrollo del cultivo (encañado) la superficie foliar de dos de las especies analizadas aumentó al disminuir la PAR.

5. La ocupación del espacio entre líneas de siembra por parte de las raíces del cultivo no se vio afectada de forma notable por un patrón de siembra a distancias cortas (7 o 12 cm) respecto a patrones de distancias mayores o uno de siembra aleatoria. La ocupación de ese espacio por las raíces del cultivo fue limitada, y varió en función de las condiciones ambientales de las diferentes campañas analizadas. Hasta los 20 cm de profundidad, la distribución vertical de las raíces del cultivo no difirió entre los diferentes patrones de siembra. Estos tampoco afectaron significativamente a la abundancia ni a la distribución horizontal y vertical de las raíces de la vegetación arvense.

6. Los resultados registrados sugieren que la variación en los patrones de siembra representa un manejo que no selecciona de manera diferencial las especies arvenses presentes, no observándose una respuesta de la composición ni de la diversidad biológica de estas comunidades a este manejo.

7. La diversidad biológica de las comunidades arvenses no mostró un patrón claro de respuesta a las variables ambientales consideradas, observándose una variación en función de la campaña analizada. La distribución espacial de las especies arvenses en las parcelas muestra un patrón anidado, lo que sugiere una respuesta similar de las especies a las variables ambientales.

8. Ciertas variables ambientales registradas a una escala de mucho detalle espacial, como la distancia a la planta de cultivo más cercana y al vecino arvense más próximo, no explican suficientemente el tamaño, la supervivencia, ni el número de espiguillas producidas por *Avena sterilis* L. (especie patrón en el experimento). Las variables ambientales consideradas no permiten caracterizar por tanto el efecto de las condiciones locales sobre el crecimiento y la reproducción de esta especie patrón. Para lograr este objetivo quizás sean necesarias variables relativas al tamaño y a la densidad total de plantas vecinas, variables no contempladas por nosotros.

9. No existe una relación nítida, y consistente entre la diversidad de las comunidades arvenses y la producción primaria, ya sea del cultivo o de la propia vegetación arvense. Dicha relación varía en las diferentes campañas analizadas.

Futuros estudios sobre las relaciones entre ambas variables, deberían tener en cuenta que la interrelación existente entre la densidad, la proporción en la que se encuentra cada especie y la biomasa de las comunidades arvenses puede definir el efecto de esta vegetación sobre la producción primaria del cultivo. Estas relaciones no han sido suficientemente exploradas en los sistemas agrarios, pero pueden representar una oportunidad para entender la relación entre la diversidad arvense y el funcionamiento de estos ecosistemas.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham EM, Kyriazopoulos AP, Parissi ZM, Kostopoulou P, Karatassiou M, Anjalianidou K y Katsouta C. 2014. Growth, dry matter production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of *Dactylis glomerata* L. under various shading treatments. *Agroforestry Systems* 88, 287-299.
- Acciaresi H y Chidichimo H. 2007. Spatial pattern effect on corn (*Zea mays*) weeds competition in the humid Pampas of Argentina. *International Journal of Pest Management* 53, 195 - 206.
- Afifi M y Swanton C. 2011. Maize seed and stem roots differ in response to neighbouring weeds. *Weed Research* 51, 442-450.
- Agele S, Maraiyesa I y Adeniji I. 2007. Effects of variety and row spacing on radiation interception, partitioning of dry matter and seed set efficiency in late season sunflower (*Helianthus annuus* L.) in a humid zone of Nigeria. *African Journal of Agricultural Research* 2, 80-88.
- Aikio S, Ramo K y Manninen S. 2009. Dynamics of biomass partitioning in two competing meadow plant species. *Plant Ecology* 205, 129-137.
- Ali H, Iqbal N, Ahmad S, Shahzad AN y Sarwar N. 2013. Performance of late sown wheat crop under different planting geometries and irrigation regimes in arid climate. *Soil and Tillage Research* 130, 109-119.
- Allan E, Weisser W, Weigelt A, Roscher C, Fischer M y Hillebrand H. 2011. More diverse plant communities have higher functioning over time due to turnover in complementary dominant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 17034-17039.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD y Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227-1239.
- Al-Ramamneh E. 2009. Plant growth strategies of *Thymus vulgaris* L. in response to population density. *Industrial Crops and Products* 30, 389-394.
- Altieri MA y Nicholls C. 2005. Agroecology and the search for a truly sustainable agriculture. United Nations Environment Programme (UNEP), Mexico D.F., Mexico.
- Altieri MA y Rosset P. 1996. Agroecology and the conversion of large-scale conventional systems to sustainable management. *International Journal of Environmental Studies* 50, 165-185.
- Altieri MA. 2002. Organic agriculture, environment and food security. FAO, Rome.

- Álvarez-Yépez JC, Burquez A y Dovčiak M. 2014. Ontogenetic shifts in plant-plant interactions in a rare cycad within angiosperm communities. *Oecologia* 175, 725-735.
- Anderson RL. 2000. Cultural systems to aid weed management in semiarid corn (*Zea mays*). *Weed Technology* 14, 630-634.
- Anderson RL. 2010. A rotation design to reduce weed density in organic farming. *Renewable Agriculture and Food Systems* 25, 189-195.
- Andrade F, Calvin P, Cirilo A y Barbieri P. 2002. Yield responses to narrow rows depend on increased radiation interception. *Agronomy Journal* 94, 975-980.
- Andreasen C y Streibig JC. 2011. Evaluation of changes in weed flora in arable fields of Nordic countries – based on Danish long-term surveys. *Weed Research* 51, 214-226.
- Andreasen C y Stryhn H. 2008. Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity. *Weed Research* 48, 1-9.
- Anten NPR y Hirose T. 1999. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *The journal of ecology* 87, 583-597.
- Anten NPR y Hirose T. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologia* 129, 186-196.
- Anten NPR y Werger MJA. 1996. Canopy structure and nitrogen distribution in dominant and subordinate plants in a dense stand of *Amaranthus dubius* L. with a size hierarchy of individuals. *Oecologia* 105, 30-37.
- Anten NPR. 2005. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Annals of Botany* 95, 495-506.
- Armengot L, Berner A, Blanco-Moreno JM, Mäder P y Sans FX. 2015. Long-term feasibility of reduced tillage in organic farming. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 339-346.
- Armengot L, José-María L, Blanco-Moreno JM, Romero-Puente A y Sans FX. 2011. Landscape and land-use effects on weed flora in Mediterranean cereal fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 142, 311-317.
- Armengot L, Sans FX, Fischer C, Flohre A, José-María L, Tschardt T y Thies C. 2012. The β -diversity of arable weed communities on organic and conventional cereal farms in two contrasting regions. *Applied Vegetation Science* 15, 571-579.
- Atkinson D. 2000. Root Characteristics: why and what to measure. En: Smit AL, Bengough AG, Engels C, Noordwijk Mv, Pellerin S y Geijn SCvd (Eds.). *Root Methods: A handbook*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Aubertin G y Peters D. 1961. Net radiation determinations in a corn field. *Agronomy Journal* 53, 269-272.
- Austin DF. 2006. Fox-tail millets (*Setaria*: Poaceae): Abandoned food in two hemispheres. *Economic Botany* 60, 143-158.

- Baayen RH. 2013. languageR: Data sets and functions with "Analyzing Linguistic Data: A practical introduction to statistics". R package version 1.4.1. <http://CRAN.R-project.org/package=languageR>.
- Bai Y, Wu J, Pan Q, Huang J, Wang Q, Li F, Buyantuyev A y Han X. 2007. Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology* 44, 1023-1034.
- Ballaré C, Scopel A, Jordan E y Vierstra R. 1994. Signaling among neighboring plants and the development of size inequalities in plant populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91, 10094-10098.
- Ballaré CL y Casal JJ. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Research* 67, 149-160.
- Ballaré CL, Scopel AL y Sánchez RA. 1990. Far-Red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247, 329-332.
- Ballaré CL. 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends in Plant Science* 4, 97-102.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, Raffaelli D y Schmid B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9, 1146-1156.
- Baraibar B. 2013. La depredación de semillas de malas hierbas, una función ecológica a conservar y potenciar. *Ecosistemas* 22, 62-66.
- Barber SA (Ed). 1995. Soil nutrient bioavailability: a mechanistic approach. John Wiley & Sons Inc., Nueva York.
- Bàrberi P, Burgio G, Dinelli G, Moonen AC, Otto S, Vazzana C y Zanin G. 2010. Functional biodiversity in the agricultural landscape: relationships between weeds and arthropod fauna. *Weed Research* 50, 388-401.
- Bàrberi P. 2002. Weed management in organic agriculture: are we addressing the right issues? *Weed Research* 42, 177-193.
- Barnes PW, Beyschlag W, Ryel R, Flint SD y Caldwell MM. 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. *Oecologia* 82, 560-566.
- Barroso J, Alcantara C y Saavedra M. 2011. Competition between *Avena sterilis* ssp. *sterilis* and wheat in South Western Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research* 9, 862-872.
- Barroso J, Navarrete L, Sánchez del Arco MJ, Fernández Quintanilla C, Lutman PJW, Perry NH y Hull RI. 2006. Dispersal of *Avena fatua* and *Avena sterilis* patches by natural dissemination, soil tillage and combine harvesters. *Weed Research* 46, 118-128.
- Barton K. 2014. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.10.0. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.

- Batáry P, Báldi A, Kleijn D y Tscharntke T. 2011. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 1894-1902.
- Batáry P, Sutcliffe L, Dormann CF y Tscharntke T. 2013. Organic farming favours insect-pollinated over non-insect pollinated forbs in meadows and wheat fields. *Plos One* 8, e54818.
- Bates D, Maechler M y Bolker B. 2012. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen interfaces. R package version 1.1-6. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bauer G, Klein M-C, Gorb SN, Speck T, Voigt D y Gallenmüller F. 2010. Always on the bright side: the climbing mechanism of *Galium aparine*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Begna S, Hamilton R, Dwyer L, Stewart D, Cloutier D, Assemet L, Foroutan-Pour K y Smith D. 2001. Weed biomass production response to plant spacing and corn (*Zea mays*) hybrids differing in canopy architecture. *Weed Technology* 15, 647-653.
- Begon M, Townsend CR y Harper JL. 2005. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4ª edición. Wiley-Blackwell.
- Bell DL y Sultan SE. 1999. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: a comparative study. *American Journal of Botany* 86, 807-819.
- Benaragama D y Shirtliffe SJ. 2013. Integrating cultural and mechanical methods for additive weed control in organic systems. *Agronomy Journal* 105, 1728-1734.
- Bengough AG, Castrignano A, Pagès L y Noordwijk Mv. 2000. Sampling strategies, scaling and statistics. En: Smit AL, Bengough AG, Engels C, Noordwijk Mv, Pellerin S y Geijn SCvd (Eds.). *Root Methods: a handbook*. Springer,
- Bengtsson J, Ahnström J y Weibull A-C. 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42, 261-269.
- Benton TG, Vickery JA y Wilson JD. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution* 18, 182-188.
- Berendse F y Moller F. 2009. Effects of competition on root-shoot allocation in *Plantago lanceolata* L.: adaptive plasticity or ontogenetic drift? *Plant Ecology* 201, 567-573.
- Berger AG, McDonald AJ y Riha SJ. 2006. Scaling plant size to below-ground zone of influence in annuals under contrasting competitive environment. *Functional Ecology* 20, 770-777.
- Beyschlag W, Barnes P, Ryel R, Caldwell M y Flint S. 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model. II. Influence of photosynthetic characteristics on mixtures of wheat and wild oat. *Oecologia* 82, 374-380.
- Bilalis D, Karkanis A y Efthimiadou A. 2009. Effects of two legume crops, for organic green manure, on weed flora, under mediterranean conditions: Competitive ability of five winter season weed species. *African Journal of Agricultural Research* 4, 1431-1441.

- Bilenca DN, Gonzalez-Fischer CM, Teta P y Zamero M. 2007. Agricultural intensification and small mammal assemblages in agroecosystems of the Rolling Pampas, central Argentina. *Agriculture Ecosystems & Environment* 121, 371-375.
- Birkhofer K, Ekroos J, Corlett EB y Smith HG. 2014. Winners and losers of organic cereal farming in animal communities across Central and Northern Europe. *Biological Conservation* 175, 25-33.
- Blackshaw RE y Molnar LJ. 2009. Phosphorus fertilizer application method affects weed growth and competition with wheat. *Weed Science* 57, 311-318.
- Blann KL, Anderson JL, Sands GR y Vondracek B. 2009. Effects of agricultural drainage on aquatic ecosystems: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology* 39, 909-1001.
- Bohan DA, Raybould A, Mulder C, Woodward G, Tamaddon-Nezhad A, Bluthgen N, Pocock MJO, Muggleton S, Evans DM, Astegiano J, Massol F, Loeuille N, Petit S y Macfadyen S. 2013. Networking Agroecology: Integrating the diversity of agroecosystem interactions. *Advances In Ecological Research* 49, 1-67.
- Bommarco R, Kleijn D y Potts SG. 2013. Ecological intensification: harnessing ecosystem services for food security. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 230-238.
- Bond W y Grundy AC. 2001. Non-chemical weed management in organic farming systems. *Weed Research* 41, 383-405.
- Bonin CL y Tracy BF. 2012. Diversity influences forage yield and stability in perennial prairie plant mixtures. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 162, 1-7.
- Booman GC, Laterra P, Comparatore V y Murillo N. 2009. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: Interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agriculture Ecosystems & Environment* 129, 277-285.
- Booth B y Swanton C. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50:2-13.
- Borger CPD, Hashem A y Pathan S. 2010. Manipulating crop row orientation to suppress weeds and increase crop yield. *Weed Science* 58, 174-178.
- Braakhekke WG y Hooftman DAP. 1999. The resource balance hypothesis of plant species diversity in grassland. *Journal of Vegetation Science* 10, 187-200.
- Bradshaw AD, Caspari EW y Thoday JM. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13, 115-155.
- Brassard BW, Chen HYH, Cavard X, Laganier J, Reich PB, Bergeron Y, Pare D y Yuan ZY. 2013. Tree species diversity increases fine root productivity through increased soil volume filling. *Journal of Ecology* 101, 210-219.
- Brenchley WE. 1920. Weeds of farmland. University Press, Aberdeen; Longmans, Green and Co., Londres, Reino Unido.

- Brooker R, Kikvidze Z, Pugnaire FI, Callaway RM, Choler P, Lortie CJ y Michalet R. 2005. The importance of importance. *Oikos* 109, 63-70.
- Brooker RW y Kikvidze Z. 2008. Importance: an overlooked concept in plant interaction research. *Journal of Ecology* 96, 703-708.
- Brooker RW, Karley AJ, Newton AC, Pakeman RJ y Schöb C. 2015. Facilitation and sustainable agriculture: a mechanistic approach to reconciling crop production and conservation. *Functional Ecology*, en prensa.
- Broughton RK, Shore RF, Heard MS, Amy SR, Meek WR, Redhead JW, Turk A y Pywell RF. 2014. Agri-environment scheme enhances small mammal diversity and abundance at the farm-scale. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 192, 122-129.
- Bruggisser OT, Schmidt-Entling MH y Bacher S. 2010. Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. *Biological Conservation* 143, 1521-1528.
- Bullock D, Nielsen R y Nyquist W. 1988. A growth analysis comparison of corn grown in conventional and equidistant plant spacing. 28:254-258. *Crop Science*.
- Bunting AH. 1960. Some reflections on the ecology of weeds. En: Harper JL (Ed.). *The biology of weeds: A symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido, pp. 11 -26.
- Burnham KP y Anderson DR. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer.
- Butler SJ, Brooks D, Feber RE, Storkey J, Vickery JA y Norris K. 2009. A cross-taxonomic index for quantifying the health of farmland biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 46, 1154-1162.
- Butler SJ, Vickery JA y Norris K. 2007. Farmland biodiversity and the footprint of agriculture. *Science* 315, 381-384.
- Caceres DM. 2005. Non-certified organic agriculture: an opportunity for resource-poor farmers? *Outlook on agriculture* 34, 135-140.
- Cahill JF. 1999. Fertilization effects on interactions between above-and belowground competition in an old field. *Ecology* 80, 466-480.
- Cahill JF. 2003. Neighbourhood-scale diversity, composition and root crowding do not alter competition during drought in a native grassland. *Ecology Letters* 6, 599-603.
- Callaway RM, Pennings SC y Richards CL. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84, 1115-1128.
- Canfield DE, Glazer AN y Falkowski PG. 2010. The evolution and future of Earth's nitrogen cycle. *Science* 330, 192-196.
- Cardinale BJ, Bennett DM, Nelson CE y Gross K. 2009a. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology* 90, 1227-1241.

- Cardinale BJ, Hillebrand H, Harpole WS, Gross K y Ptacnik R. 2009b. Separating the influence of resource 'availability' from resource 'imbalance' on productivity-diversity relationships. *Ecology Letters* 12, 475-487.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M y Weis JJ. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 18123-18128.
- Carvalho LG, Veldtman R, Shenkute AG, Tesfay GB, Pirk CWW, Donaldson JS y Nicolson SW. 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology Letters* 14, 251-259.
- Casper BB, Schenk HJ y Jackson RB. 2003. Defining a plant's belowground zone of influence. *Ecology* 84, 2313-2321.
- Caton BP, Mortimer AM, Foin TC, Hill JE, Gibson KD y Fischer AJ. 2001. Weed shoot morphology effects on competitiveness for light in direct-seeded rice. *Weed Research* 41, 155-163.
- Cavero J, Zaragoza C, Bastiaans L, Suso ML y Pardo A. 2000. The relevance of morphological plasticity in the simulation of competition between maize and *Datura stramonium*. *Weed Research* 40, 163-180.
- Chalcraft D, Wilsey B, Bowles C y Willig M. 2009. The relationship between productivity and multiple aspects of biodiversity in six grassland communities. *Biodiversity and Conservation* 18, 91-104.
- Champion G, Froud-Williams R y Holland J. 1998. Interactions between wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar, row spacing and density and the effect on weed suppression and crop yield. *Annals of Applied Biology* 133, 443-453.
- Chateil C, Goldringer I, Tarallo L, Kerbiriou C, Le Viol I, Ponge J-F, Salmon S, Gachet S y Porcher E. 2013. Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171, 25-32.
- Chen C, Neill K, Wichman D y Westcott M. 2008. Hard red spring wheat response to row spacing, seeding rate, and nitrogen. *Agronomy Journal* 100, 1296-1302.
- Christensen S. 1995. Weed suppression ability of spring barley varieties. *Weed Research* 35, 241-247.
- Cimalova S y Lososova Z. 2009. Arable weed vegetation of the northeastern part of the Czech Republic: effects of environmental factors on species composition. *Plant Ecology* 203, 45-57.
- Cirujeda A, Aibar J y Zaragoza C. 2011. Remarkable changes of weed species in Spanish cereal fields from 1976 to 2007. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 675-688.

- Cirujeda A, Melander B, Rasmussen K y Rasmussen IA. 2003. Relationship between speed, soil movement into the cereal row and intra-row weed control efficacy by weed harrowing. *Weed Research* 43, 285-296.
- Clark CM, Flynn DFB, Butterfield BJ y Reich PB. 2012. Testing the link between functional diversity and ecosystem functioning in a Minnesota grassland experiment. *Plos One* 7, e52821.
- Cleaver HMJ. 1972. The Contradictions of the Green Revolution. *The American Economic Review* 62, 177-186.
- Cleland EE y Harpole WS. 2010. Nitrogen enrichment and plant communities. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1195, 46-61.
- Clough Y, Holzschuh A, Gabriel D, Purtauf T, Kleijn D, Kruess A, Steffan-Dewenter I y Tscharntke T. 2007. Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology* 44, 804-812.
- Colbach N, Forcella F y Johnson GA. 2000. Spatial and temporal stability of weed populations over five years. *Weed Science* 48, 366-377.
- Colbach N, Granger S, Guyot SHM y Mézière D. 2014. A trait-based approach to explain weed species response to agricultural practices in a simulation study with a cropping system model. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 183, 197-204.
- Concepción ED y Díaz M. 2013. Medidas agroambientales y conservación de la biodiversidad: Limitaciones y perspectivas de futuro. *Ecosistemas* 22, 44-49.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Connolly J y Wayne P. 1996. Asymmetric competition between plant species. *Oecologia* 108, 311-320.
- Cousens R. 1985. An empirical-model relating crop yield to weed and crop density and a statistical comparison with other models. *Journal of Agricultural Science* 105, 513-521.
- Croft SA, Hodge A y Pitchford JW. 2012. Optimal root proliferation strategies: the roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks. *Plant and Soil* 351, 191-206.
- Crowder DW, Northfield TD, Strand MR y Snyder WE. 2010. Organic agriculture promotes evenness and natural pest control. *Nature* 466, 109-112.
- Cunningham SA, Attwood SJ, Bawa KS, Benton TG, Broadhurst LM, Didham RK, McIntyre S, Perfecto I, Samways MJ, Tscharntke T, Vandermeer J, Villard M-A, Young AG y Lindenmayer DB. 2013. To close the yield-gap while saving biodiversity will require multiple locally relevant strategies. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 173, 20-27.

- Curt T, Lucot E y Bouchaud M. 2001. Douglas-fir root biomass and rooting profile in relation to soils in a mid-elevation area (Beaujolais Mounts, France). *Plant and Soil* 233, 109-125.
- Dale M. 2000. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press.
- Dalley C, Kells J y Renner K. 2004. Effect of glyphosate application timing and row spacing on weed growth in corn (*Zea mays*) and soybean (*Glycine max*). *Weed Technology* 18, 177-182.
- Damgaard C, Weiner J y Nagashima H. 2002. Modelling individual growth and competition in plant populations: growth curves of *Chenopodium album* at two densities. *Journal of Ecology* 90, 666-671.
- Davis AS y Raghu S. 2010. Weighing abiotic and biotic influences on weed seed predation. *Weed Research* 50, 402-412.
- De Kroon H, Hendriks M, van Ruijven J, Ravenek J, Padilla FM, Jongejans E, Visser EJW y Mommer L. 2012. Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *Journal of Ecology* 100, 6-15.
- De La Fuente EB, Perelman S y Ghera CM. 2010. Weed and arthropod communities in soybean as related to crop productivity and land use in the Rolling Pampa, Argentina. *Weed Research* 50, 561-571.
- De Miguel JM, Ramírez-Sanz L, Castro I, Costa-Tenorio M, Casado MA y Pineda FD. 2005. Plant species richness and spatial organization at different small scales in Western-Mediterranean landscapes. *Plant Ecology* 176, 185-194.
- De Rosario-Martinez H. 2013. phia: Post-Hoc Interaction Analysis. R package version 0.1-5. <http://CRAN.R-project.org/package=phia>.
- Derksen DA, Lafond GP, Thomas AG, Loeppky HA y Swanton CJ. 1993. Impact of Agronomic Practices on Weed Communities: Tillage Systems. *Weed Science* 41, 409-417.
- Derksen DA, Thomas AG, Lafond GP, Loeppky HA y Swanton CJ. 1995. Impact of post-emergence herbicides on weed community diversity within conservation-tillage systems. *Weed Research* 35, 311-320.
- Dessaint F, Chadoeuf R y Barralis G. 1991. Spatial pattern analysis of weed seeds in the cultivated soil seed bank. *Journal of Applied Ecology* 28, 721-730.
- Devkota N, Kemp P, Hodgson J, Valentine I y Jaya IK. 2009. Relationship between tree canopy height and the production of pasture species in a silvopastoral system based on alder trees. *Agroforestry Systems* 76, 363-374.
- Didon UME y Bostrom U. 2003. Growth and development of six barley (*Hordeum vulgare* ssp *vulgare* L.) cultivars in response to a model weed (*Sinapis alba* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science* 189, 409-417.

- Díez JA. 1985. Determinación de nitrógeno uv. Oxidable y de nitrato en extractos de suelos mediante autoanalizador. *Anales de edafología y agrobiología* 44, 1453-1464.
- Dornelas M, Moonen AC, Magurran AE y Bàrberi P. 2009. Species abundance distributions reveal environmental heterogeneity in modified landscapes. *Journal of Applied Ecology* 46, 666-672.
- Dray S y Dufour AB. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22, 1-20.
- Drews S, Neuhoﬀ D y Köpke U. 2009. Weed suppression ability of three winter wheat varieties at different row spacing under organic farming conditions. *Weed Research* 49, 526-533.
- Dunbabin V. 2007. Simulating the role of rooting traits in crop-weed competition. *Field Crops Research* 104, 44-51.
- Duru M, Therond O, Martin G, Martin-Clouaire R, Magne M-A, Justes E, Journet E-P, Aubertot J-N, Savary S, Bergez J-E y Sarthou J. 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 1-23.
- Ekroos J, Hyvonen T, Tiainen J y Tiira M. 2010. Responses in plant and carabid communities to farming practises in boreal landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment* 135, 288-293.
- Ellis EC. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369, 1010-1035.
- Elmendorf SC y Harrison SP. 2009. Temporal variability and nestedness in California grassland species composition. *Ecology* 90, 1492-1497.
- Epperlein LRF, Prestele JW, Albrecht H y Kollmann J. 2014. Reintroduction of a rare arable weed: Competition effects on weed fitness and crop yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 188, 57-62.
- Estalrich E, Lacasta Dutoit C y Mayo F. 2005. Comportamiento de la flora arvense en diferentes manejos de agricultura de conservación en cultivos herbáceos y ambientes semiáridos. Congreso Internacional sobre Agricultura de Conservación. El reto de la Agricultura, el Medio Ambiente, la Energía y la Nueva Política Agraria Común.
- European Commission. 2013. Facts and figures on organic agriculture in the European Union. DG Agriculture and Rural Development, Unit Economic Analysis of EU Agriculture.
- Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. 2011. La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. Síntesis de resultados. Fundación Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino.

- Falster DS y Westoby M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 337-343.
- FAO. 2000. Codex Alimentarius. Requisitos generales. Roma.
- FAO. 2011. FAOSTAT. Producción. <http://faostat3.fao.org/home/E>. Consultado en marzo 2013
- Fargione J y Tilman D. 2005. Niche differences in phenology and rooting depth promote coexistence with a dominant C4 bunchgrass. *Oecologia* 143, 598-606.
- Fernández Quintanilla C y García L. 1991. Interferencia entre las malas hierbas y los cultivos. En: García L y Fernández Quintanilla C (Eds.). *Fundamentos sobre malas hierbas y herbicidas*. Mundi-Prensa, MAPA-SEA, Madrid, España, páginas: 73-88.
- Fernández-Quintanilla C, Navarrete L, González-Andújar J, Fernández A y Sánchez M. 1986. Seedling recruitment and age-specific survivorship and reproduction in populations of *Avena sterilis* L. ssp. *ludoviciana* (Durieu) Nyman. *Journal of Applied Ecology* 23, 945-955.
- Fernández-Quintanilla C, Navarrete L, Sanchez-Girón V y Hernanz JL. 1984. The influence of direct-drilling on the weed flora of cereal crops in Central Spain. 7th International Symposium on Weed Biology, Ecology and Systematics, Paris, pp. 431-436.
- Firbank LG, Petit S, Smart S, Blain A y Fuller RJ. 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 777-787.
- Fisher RA y Miles RE. 1973. The role of spatial pattern in the competition between crop plants and weeds. A theoretical analysis. *Mathematical Biosciences* 18, 335-350.
- Flombaum P y Sala OE. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 6087-6090.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monfreda C, Patz JA, Prentice IC, Ramankutty N y Snyder PK. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570-574.
- Foley JA, Ramankutty N, Brauman KA, Cassidy ES, Gerber JS, Johnston M, Mueller ND, O'Connell C, Ray DK, West PC, Balzer C, Bennett EM, Carpenter SR, Hill J, Monfreda C, Polasky S, Rockstrom J, Sheehan J, Siebert S, Tilman D y Zaks DPM. 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337-342.
- Forster MA, Ladd B y Bonser SP. 2011. Optimal allocation of resources in response to shading and neighbours in the heteroblastic species, *Acacia implexa*. *Annals of Botany* 107, 219-228.
- Franke AC, Lotz LAP, Van der Burg WJ y Van Overbeek L. 2009. The role of arable weed seeds for agroecosystem functioning. *Weed Research* 49, 131-141.

- Freyman S, Kowalenko CG, Hall JW. 1989. Effect of nitrogen, phosphorus, and potassium on weed emergence and subsequent weed communities in south coastal British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science* 69, 1001-1010S.
- Fried G, Chauvel B y Reboud X. 2009. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *Journal of Vegetation Science* 20, 49-58.
- Fried G, Kazakou E y Gaba S. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158, 147-155.
- Gaba S, Chauvel B, Dessaint F, Bretagnolle V y Petit S. 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 138, 318-323.
- Gabriel D, Roschewitz I, Tschamtkke T y Thies C. 2006. Beta diversity at different spatial scales: Plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological Applications* 16, 2011-2021.
- Gabriel D, Sait SM, Kunin WE y Benton TG. 2013. Food production vs. biodiversity: comparing organic and conventional agriculture. *Journal of Applied Ecology* 50, 355-364.
- Gabriel D, Thies C y Tschamtkke T. 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 7, 85-93.
- Galia Selaya N, Oomen RJ, Netten JJC, Werger MJA y Anten NPR. 2008. Biomass allocation and leaf life span in relation to light interception by tropical forest plants during the first years of secondary succession. *Journal of Ecology* 96, 1211-1221.
- García G, Estalrich E, Lacasta C y Meco R. 1997. Efecto de las rotaciones de cultivos herbáceos de secano sobre las poblaciones de adventicias. Sexto congreso de la Sociedad Española de Malherbología. , pp. pág: 33-36.
- García L y Fernández-Quintanilla C. 1991. Fundamentos sobre malas hierbas y herbicidas. MAPA-SEA, Mundi-Prensa, Madrid.
- García Morote FA, López Serrano FR, Andres M, Rubio E, González Jimenez JL y de las Heras J. 2012. Allometries, biomass stocks and biomass allocation in the thermophilic Spanish juniper woodlands of Southern Spain. *Forest Ecology and Management* 270, 85-93.
- García-Baudin J. 1982. Importancia de las "avenas locas" en España. *Boletín del Servicio de Plagas* 8, 35-42.
- Gastine A, Scherer-Lorenzen M y Leadley PW. 2003. No consistent effects of plant diversity on root biomass, soil biota and soil abiotic conditions in temperate grassland communities. *Applied Soil Ecology* 24, 101-111.

- Geiger F, Bengtsson J, Berendse F, Weisser WW, Emmerson M, Morales MB, Ceryngier P, Liira J, Tschamntke T, Winqvist C, Eggers S, Bommarco R, Pärt T, Bretagnolle V, Plantegenest M, Clement LW, Dennis C, Palmer C, Oñate JJ, Guerrero I, Hawro V, Aavik T, Thies C, Flohre A, Hänke S, Fischer C, Goedhart PW y Inchausti P. 2010a. Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11, 97-105.
- Geiger F, de Snoo GR, Berendse F, Guerrero I, Morales MB, Oñate JJ, Eggers S, Part T, Bommarco R, Bengtsson J, Clement LW, Weisser WW, Olszewski A, Ceryngier P, Hawro V, Inchausti P, Fischer C, Flohre A, Thies C y Tschamntke T. 2010b. Landscape composition influences farm management effects on farmland birds in winter: A pan-European approach. *Agriculture Ecosystems & Environment* 139, 571-577.
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, Zhang WJ, Li B y Chen JK. 2007. Plasticity and ontogenetic drift of biomass allocation in response to above- and below-ground resource availabilities in perennial herbs: a case study of *Alternanthera philoxeroides*. *Ecological Research* 22, 255-260.
- Gerowitt B, Bertke E, Hespelt S-K y Tute C. 2003. Towards multifunctional agriculture – weeds as ecological goods? *Weed Research* 43, 227-235.
- Gibbons DW, Bohan DA, Rothery P, Stuart RC, Haughton AJ, Scott RJ, Wilson JD, Perry JN, Clark SJ, Dawson RJG y Firbank LG. 2006. Weed seed resources for birds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1921-1928.
- Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, Ramankutty N y Foley JA. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 16732-16737.
- Girardin P y Tollenaar M. 1994. Effects of intraspecific interference on maize leaf azimuth. *Crop Science* 34, 151-155.
- Givnish TJ. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106, 131-160.
- Goldberg DE, Turkington R, Olsvig-Whittaker L y Dyer AR. 2001. Density dependence in an annual plant community: variation among life history stages. *Ecological Monographs* 71, 423-446.
- González-Andujar JL y Saavedra M. 2003. Spatial distribution of annual grass weed populations in winter cereals. *Crop Protection* 22, 629-633.
- González-Díaz L, van den Berg F, van den Bosch F y González-Andujar JL. 2012. Controlling annual weeds in cereals by deploying crop rotation at the landscape scale: *Avena sterilis* as an example. *Ecological Applications* 22, 982-992.
- Gramig GG y Stoltenberg DE. 2009. Adaptive responses of field-grown common lambsquarters (*Chenopodium album*) to variable light quality and quantity environments. *Weed Science* 57, 271-280.

- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JrPW y Balmford A. 2005. Farming and the Fate of Wild Nature. *Science* 307, 550-555.
- Griffith TM y Sultan SE. 2005. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New Phytologist* 166, 141-147.
- Gubsch Mn, Buchmann N, Schmid B, Schulze E-D, Lipowsky A y Roscher C. 2011. Differential effects of plant diversity on functional trait variation of grass species. *Annals of Botany*.
- Guerrero I, Carmona CP, Morales MB, Oñate JJ y Peco B. 2014. Non-linear responses of functional diversity and redundancy to agricultural intensification at the field scale in Mediterranean arable plant communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 195, 36-43.
- Guerrero I, Carmona CP, Morales MB, Oñate JJ y Peco B. 2014. Non-linear responses of functional diversity and redundancy to agricultural intensification at the field scale in Mediterranean arable plant communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 195, 36-43.
- Guerrero I, Martinez P, Morales MB y Oñate JJ. 2010. Influence of agricultural factors on weed, carabid and bird richness in a Mediterranean cereal cropping system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 138, 103-108.
- Guglielmini, Antonio C, Ghera, Claudio M, Satorre y Emilio H. 2007. Co-evolution of domesticated crops and associated weeds. *Ecología austral* 17, 167-178.
- Guimaraes PR y Guimaraes P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21, 1512-1513.
- Gunton RM y Kunin WE. 2007. Density effects at multiple scales in an experimental plant population. *Journal of Ecology* 95, 435-445.
- Gunton RM, Petit S y Gaba S. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22, 541-550.
- Gwenzi W, Veneklaas EJ, Holmes KW, Bleby TM, Phillips IR y Hinz C. 2011. Spatial analysis of fine root distribution on a recently constructed ecosystem in a water-limited environment. *Plant and Soil* 348, 471-489.
- Hald AB. 1999. The impact of changing the season in which cereals are sown on the diversity of the weed flora in rotational fields in Denmark. *Journal of Applied Ecology* 36, 24-32.
- Hallgren E, Palmer MW y Milberg P. 1999. Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. *Journal of Ecology* 87, 1037-1051.
- Hallik L. 2009. Generality and specificity in light harvesting, carbon gain capacity and shade tolerance among plant functional groups. *Universidad de Tartu, Estonia*

- Hammond RA y Dubé L. 2012. A systems science perspective and transdisciplinary models for food and nutrition security. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109, 12356-12363.
- Harlan JR y de Wet MJM. 1965. Some thoughts about weeds. *Economic Botany* 19, 16-24.
- Harlan JR. 1992. *Crops & Man*. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin, E.E.U.U.
- Harper J (Ed). 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Harpole WS y Tilman D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446, 791-793.
- Hashem A, Radosevich S y Roush M. 1998. Effect of proximity factors on competition between winter wheat (*Triticum aestivum*) and Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*). *Weed Science* 46, 181-190.
- Hassan R, Scholes R y Ash N. 2005. *Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*. Washington, DC
- Hawes C, Squire GR, Hallett PD, Watson CA y Young M. 2010. Arable plant communities as indicators of farming practice. *Agriculture Ecosystems & Environment* 138, 17-26.
- He J-S, Wolfe-Bellin KS, Schmid B y Bazzaz FA. 2005. Density may alter diversity-productivity relationships in experimental plant communities. *Basic and Applied Ecology* 6, 505-517.
- Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Höglberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Pereira JS, Prinz A, Read DJ, Scherer-Lorenzen M, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Spehn EM, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S y Lawton JH. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286, 1123-1127.
- Hernandez SM, Mattsson BJ, Peters VE, Cooper RJ y Carroll CR. 2013. Coffee Agroforests Remain Beneficial for Neotropical Bird Community Conservation across Seasons. *Plos One* 8, e65101.
- Hernanz JL, Sánchez-Girón V y Navarrete L. 2009. Soil carbon sequestration and stratification in a cereal/leguminous crop rotation with three tillage systems in semiarid conditions. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 133, 114-122.
- Hillebrand H y Matthiessen B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12, 1405-1419.
- Hinsinger P, Bengough A, Vetterlein D y Young I. 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321, 117-152.
- Hirose T. 2005. Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure and function. *Annals of Botany* 95, 483-494.

- Hodge A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162, 9-24.
- Holland JM, Smith BM, Southway SE, Birkett TC y Aebischer NJ. 2008. The effect of crop, cultivation and seed addition for birds on surface weed seed densities in arable crops during winter. *Weed Research* 48, 503-511.
- Hooper DU y Vitousek PM. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* 277, 1302-1305.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J y Wardle DA. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Huang Y, Zhao X, Zhang H, Japhet W, Zuo X, Luo Y y Huang G. 2009. Allometric effects of *Agriophyllum squarrosum* in response to soil nutrients, water, and population density in the Horqin Sandy Land of China. *Journal of Plant Biology* 52, 210-219.
- Huget Del Villar E. 1929. *Geobotánica*. Editorial Labor S.A., Barcelona, España.
- Hussain Z, Marwat KB y Cardina J. 2011. Common cocklebur competition in forage maize. *Weed Technology* 25, 151-158.
- Huston MA. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hutchings M y de Kroon H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. En: Begon MyF, A (Ed.). *Advances in Ecological Research* 25. Academic Press.
- Hyvönen T y Huusela-Veistola E. 2008. Arable weeds as indicators of agricultural intensity - A case study from Finland. *Biological Conservation* 141, 2857-2864.
- Hyvönen T, Ketoja E, Salonen J, Heikki J y Tiainen J. 2003. Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 97, 131-149.
- IFOAM. 2008. Definición de agricultura ecológica. <http://infohub.ifoam.org/en/what-organic/definition-organic-agriculture> Consultado en septiembre 2014
- IFOAM. 2009. Principles of Organic agriculture. International Federation of Organic Agriculture Movements.
- http://www.ifoam.org/organic_facts/principles/pdfs/IFOAM_FS_Principles_forWebsite.pdf. Consultado en julio de 2009.
- IFOAM. 2011. www.ifoam.org . Consulta a la web de IFOAM, 29 de junio de 2011.
- Isbell F, Reich PB, Tilman D, Hobbie SE, Polasky S y Binder S. 2013. Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110, 11911-11916.
- ITGC. 1983. La siembra de los cereales. *Boletín* nº 25.

- Jacob A, Hertel D y Leuschner C. 2013. On the significance of belowground overyielding in temperate mixed forests: separating species identity and species diversity effects. *Oikos* 122, 463-473.
- Jensen AM, Löf M y Witzell J. 2012. Effects of competition and indirect facilitation by shrubs on *Quercus robur* saplings. *Plant Ecology* 213, 535-543.
- Johnson GA y Hoverstad TR. 2002. Effect of row spacing and herbicide application timing on weed control and grain yield in corn (*Zea mays*). *Weed Technology* 16, 548-553.
- Jones DL, Nguyen C y Finlay RD. 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil* 321, 5-33.
- Jongrunklang N, Toomsan B, Vorasoot N, Jogloy S, Boote KJ, Hoogenboom G y Patanothai A. 2010. Rooting traits of peanut genotypes with different yield responses to pre-flowering drought stress. *Field Crops Research* 120, 262-270.
- José-María L y Sans FX. 2011. Weed seedbanks in arable fields: effects of management practices and surrounding landscape. *Weed Research* 51, 631-640.
- José-María L, Armengot L, Blanco-Moreno JM, Bassa M y Sans FX. 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 47, 832-840.
- Jose-Maria L, Blanco-Moreno JM, Armengot L y Sans FX. 2011. How does agricultural intensification modulate changes in plant community composition? *Agriculture Ecosystems & Environment* 145, 77-84.
- Justice G, Peeper T, Solie J y Epplin F. 1994. Net returns from Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*) control in winter wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Technology* 8, 317-323.
- Karimmojeni H, Rahimian Mashhadi H, Alizadeh HM, Cousens RD y Beheshtian Mesgaran M. 2010. Interference between maize and *Xanthium strumarium* or *Datura stramonium*. *Weed Research* 50, 253-261.
- Katterer T, Hansson AC y Andren O. 1993. Wheat root biomass and nitrogen dynamics. Effects of daily irrigation and fertilization. *Plant and Soil* 151, 21-30.
- Kerr RB. 2012. Lessons from the old Green Revolution for the new: Social, environmental and nutritional issues for agricultural change in Africa. *Progress in Development Studies* 12, 213-229.
- Kitchen DJ, Blair JM y Callahan MA. 2009. Annual fire and mowing alter biomass, depth distribution, and C and N content of roots and soil in tallgrass prairie. *Plant and Soil* 323, 235-247.
- Kleijn D y Sutherland WJ. 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *Journal of Applied Ecology* 40, 947-969.

- Kohyama T, Suzuki E, Partomihardjo T, Yamada T y Kubo T. 2003. Tree species differentiation in growth, recruitment and allometry in relation to maximum height in a Bornean mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology* 91, 797-806.
- Kolb LN, Gallandt ER y Mallory EB. 2012. Impact of spring wheat planting density, row spacing, and mechanical weed control on yield, grain protein, and economic return in Maine. *Weed Science* 60, 244-253.
- Korres NE y Froud-Williams RJ. 2002. Effects of winter wheat cultivars and seed rate on the biological characteristics of naturally occurring weed flora. *Weed Research* 42, 417-428.
- Koscelny J, Peeper T, Solie J y Solomon J. 1991. Seeding date, seeding rate, and row spacing affect wheat (*Triticum aestivum*) and cheat (*Bromus secalinus*). *Weed Technology* 5, 707-712.
- Kragten S, Trimbo KB y de Snoo GR. 2008. Breeding skylarks (*Alauda arvensis*) on organic and conventional arable farms in The Netherlands. *Agriculture Ecosystems & Environment* 126, 163-167.
- Kristensen L, Olsen J, Weiner J, Griepentrog HW y Nørremark M. 2006. Describing the spatial pattern of crop plants with special reference to crop-weed competition studies. *Field Crops Research* 96, 207-215.
- Kristiansen P, Sindel B y Jessop R. 2001. The importance of diversity in organic weed management. The organic challenge: unity through diversity. RIRDC's Inaugural National Organics Conference 2001. Rural Industries Research and Development Corporation, Barton. <http://www.rirdc.gov.au/reports/ORG/01-121.pdf> Sydney, Australia
- Kruidhof HM, Bastiaans L y Kropff M. 2009. Cover crop residue management for optimizing weed control. *Plant and Soil* 318, 169-184.
- Kuchenbuch RO, Gerke HH y Buczko U. 2009. Spatial distribution of maize roots by complete 3D soil monolith sampling. *Plant and Soil* 315, 297-314.
- Laclau JP, Nouvellon Y, Reine C, Goncalves JLD, Krushe AV, Jourdan C, le Maire G y Bouillet JP. 2013. Mixing Eucalyptus and Acacia trees leads to fine root over-yielding and vertical segregation between species. *Oecologia* 172, 903-913.
- Lafond GP, May WE y Holzapfel CB. 2013. Row spacing and nitrogen fertilizer effect on no-till oat production. *Agronomy Journal* 105, 1-10.
- Lagerlöf J, Stark J y Svensson B. 1992. Margins of agricultural fields as habitats for pollinating insects. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 40, 117-124.
- Lal B, Gautam P, Raja R, Nayak AK, Shahid M, Tripathi R, Bhattacharyya P, Mohanty S, Puri C, Kumar A y Panda BB. 2014. Weed community composition after 43 years of long-term fertilization in tropical rice-rice system. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 197, 301-308.

- Laliberté E y Legendre P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91, 299-305.
- Lamb E, Shore B y Cahill J. 2007. Water and nitrogen addition differentially impact plant competition in a native rough fescue grassland. *Plant Ecology* 192, 21-33.
- Lamb EG, Kembel SW y Cahill JF. 2009. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *Journal of Ecology* 97, 155-163.
- Lamb EG. 2008. Direct and indirect control of grassland community structure by litter, resources, and biomass. *Ecology* 89, 216-225.
- Lambers H, Mougel C, Jaillard Bt y Hinsinger P. 2009. Plant-microbe-soil interactions in the rhizosphere: an evolutionary perspective. *Plant and Soil* 321, 83-115.
- Lammerts van Bueren E. 2006. Organic Plant Breeding: a challenge for practice and science. Joint Organic Congress. Odense, Dinamarca. Mayo 2006.
- Lammerts van Bueren ET, Jones SS, Tamm L, Murphy KM, Myers JR, Leifert C y Messmer MM. 2011. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: A review. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 58, 193-205.
- Lamošová T, Doležal J, Lanta V y Lepš J. 2010. Spatial pattern affects diversity-productivity relationships in experimental meadow communities. *Acta Oecologica* 36, 325-332.
- Lampkin N. 1998. Agricultura ecológica Editorial Mundi-Prensa.
- Laurans M, Martin O, Nicolini E y Vincent G. 2012. Functional traits and their plasticity predict tropical trees regeneration niche even among species with intermediate light requirements. *Journal of Ecology* 100, 1440-1452.
- Lawton JH. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71, 367-374.
- Lemerle D, Verbeek B, Cousens RD y Coombes NE. 1996. The potential for selecting wheat varieties strongly competitive against weeds. *Weed Research* 36, 505-513.
- Lenth RV. 2014. Ismeans: Least-Squares Means. R package version 2.05. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>.
- Lepš J, Brown VK, Diaz Len TA, Gormsen D, Hedlund K, Kailová J, Korthals GW, Mortimer SR, Rodriguez-Barrueco C, Roy J, Santa Regina I, van Dijk C y Van der Putten WH. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos* 92, 123-134.
- Leroy Cl, Sabatier S, Wahyuni N, Barczi J-Fo, Dauzat J, Laurans M y Auclair D. 2009. Virtual trees and light capture: a method for optimizing agroforestry stand design. *Agroforestry Systems* 77, 37-47.
- Li L, Li S-M, Sun J-H, Zhou L-L, Bao X-G, Zhang H-G y Zhang F-S. 2007. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 11192-11196.

- Liebman M, Mohler CL y Staver CP. 2001. Ecological management of agricultural weeds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Liira J y Zobel K. 2000. Vertical structure of a species-rich grassland canopy, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Plant Ecology* 146, 183-193.
- Liira J, Zobel K, Magi R y Molenberghs G. 2002. Vertical structure of herbaceous canopies: the importance of plant growth-form and species-specific traits. *Plant Ecology* 163, 123-134.
- Lindquist J y Mortensen D. 1998. Tolerance and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) suppressive ability of two old and two modern corn (*Zea mays*) hybrids. *Weed Science* 46, 569-574.
- Liu JG, Mahoney KJ, Sikkema PH y Swanton CJ. 2009. The importance of light quality in crop-weed competition. *Weed Research* 49, 217-224.
- Liu L, Gan Y, Bueckert R y Van Rees K. 2011. Rooting systems of oilseed and pulse crops. II: Vertical distribution patterns across the soil profile. *Field Crops Research* 122, 248-255.
- Loreau M y Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412, 72-76.
- Loreau M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 49-60.
- Lorentzen S, Roscher C, Schumacher J, Schulze E-D y Schmid B. 2008. Species richness and identity affect the use of aboveground space in experimental grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10, 73-87.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI y Callaway RM. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433-438.
- Lososová Z, Chytrý M, Címalová S, Kropáč Z, Otýpková Z, Pyšek P y Tichý L. 2004. Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science* 15, 415-422.
- Lotz LAP, Christensen S, Cloutier D, Quintanilla CF, Legere A, Lemieux C, Lutman PJW, Iglesias AP, Salonen J, Sattin M, Stigliani L y Tei F. 1996. Prediction of the competitive effects of weeds on crop yields based on the relative leaf area of weeds. *Weed Research* 36, 93-101.
- Lynch JP y Brown KM. 2008. Root strategies for phosphorus acquisition. En: White PJ y Hammond JP (Eds.). *The Ecophysiology of Plant-Phosphorus Interactions*. Springer Netherlands, 83-116.
- Lynch JP. 2005. Root Architecture and Nutrient Acquisition. En: BassiriRad H (Eds.). *Nutrient Acquisition by Plants*. Springer Berlin Heidelberg, 147-183.
- Lynch JP. 2007. Roots of the Second Green Revolution. *Turner Review* n°14. *Australian Journal of Botany* 55, 493-512.

- Maddonni GA, Otegui ME y Cirilo AG. 2001. Plant population density, row spacing and hybrid effects on maize canopy architecture and light attenuation. *Field Crops Research* 71, 183-193.
- Maestre FT y Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271, S331-S333.
- Maestre FT. 2006. Linking the spatial patterns of organisms and abiotic factors to ecosystem function and management: Insights from semi-arid environments. *Web Ecology* 6, 75-87.
- MAGRAMA. 2008. Sembradoras para siembra a chorrillo. <http://www.magrama.gob.es/es/ministerio/servicios/informacion/plataforma-de-conocimiento-para-el-medio-rural-y-pesquero/observatorio-de-tecnologias-probadas/maquinaria-agricola/sembr-chorrillo.aspx>. Consultado en enero 2015
- Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Marquard E, Weigelt A, Roscher C, Gubsch M, Lipowsky A y Schmid B. 2009. Positive biodiversity-productivity relationship due to increased plant density. *Journal of Ecology* 97, 696-704.
- Marshall EJP, Brown VK, Boatman ND, Lutman PJW, Squire GR y Ward LK. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43, 77-89.
- Marshall EJP. 2009. The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries. *Weed Research* 49, 107-115.
- Martorell C y Freckleton RP. 2013. Testing the roles of competition, facilitation and stochasticity on community structure in a species-rich assemblage. *Journal of Ecology* 102, 74-85.
- Mattera J, Romero LA, Cuatrín AL, Cornaglia PS y Grimoldi AA. 2013. Yield components, light interception and radiation use efficiency of lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to row spacing. *European Journal of Agronomy* 45, 87-95.
- McKey D, Rostain S, Iriarte J, Glaser B, Birk JJ, Holst I y Renard D. 2010. Pre-Columbian agricultural landscapes, ecosystem engineers, and self-organized patchiness in Amazonia. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 7823-7828.
- Medd R, Auld B, Kemp D y Murison R. 1985. The influence of wheat density and spatial arrangement on annual ryegrass, *Lolium rigidum* Gaudin, competition. *Australian Journal of Agricultural Research* 36, 361-371.
- Médiène S, Valantin-Morison M, Sarthou J-P, de Tourdonnet S, Gosme M, Bertrand M, Roger-Estrade J, Aubertot J-N, Rusch A, Motisi N, Pelosi C y Doré T. 2011. Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 491-514.

- Meinen C, Hertel D y Leuschner C. 2009. Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia* 161, 99-111.
- Mertens SK, van den Bosch F y Heesterbeek JAP. 2002. Weed populations and crop rotations: Exploring dynamics of a structured periodic system. *Ecological Applications* 12, 1125-1141.
- Mertens SK. 2002. On Weed Competition and Population Dynamics: consideration for crop rotations & organic farming. Tesis de doctorado. Wageningen University, Holanda.
- Mickelson JA y Renner KA. 1997. Weed control using reduced rates of postemergence herbicides in narrow and wide row soybean. *Journal of Production Agriculture* 10, 431-437.
- Mitich LW. 1988. The intriguing world of weeds: crabgrasses. *Weed Technology* 2, 114-115.
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI y Gough L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82, 2381-2396.
- Mohler C. 2001. Enhancing the competitive ability of crops. En: Liebman M, Mohler C y Staver C (Eds.). *Ecological Management of Agricultural Weeds*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. Páginas: 269-321.
- Mokany K, Ash J y Roxburg S. 2008. Effects of spatial aggregation on competition, complementarity and resource use. *Austral Ecology* 33, 261-270.
- Mokany K, Ash J y Roxburgh S. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96, 884-893.
- Mommer L, van Ruijven J, de Caluwe H, Smit-Tiekstra AE, Wagemaker CAM, Ouborg NJ, Bogemann GM, van der Weerden GM, Berendse F y de Kroon H. 2010. Unveiling below-ground species abundance in a biodiversity experiment: a test of vertical niche differentiation among grassland species. *Journal of Ecology* 98, 1117-1127.
- Monzeglio U y Stoll P. 2005. Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. *Oecologia* 145, 619-628.
- Moonen A-C y Bàrberi P. 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 127, 7-21.
- Morin X, Fahse L, Scherer-Lorenzen M y Bugmann H. 2011. Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters* 14, 1211-1219.
- Müller I, Schmid B y Weiner J. 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3, 115-127.

- Mueller KE, Tilman D, Fornara DA y Hobbie SE. 2013. Root depth distribution and the diversity-productivity relationship in a long-term grassland experiment. *Ecology* 94, 787-793.
- Munier-Jolain NM, Collard A, Busset H, Guyot SHM y Colbach N. 2014. Investigating and modelling the morphological plasticity of weeds. *Field Crops Research* 155, 90-98.
- Muñoz-Romero V, Benitez-Vega J, Lopez-Bellido RJ, Fontan JM y Lopez-Bellido L. 2010. Effect of tillage system on the root growth of spring wheat. *Plant and Soil* 326, 97-107.
- Murray R y Grant C. 2007. The impact of irrigation on soil structure.
- Navarrete L, Fernández-Quintanilla C, Hernanz JL y Sánchez-Girón V. 2005. Evolución de la vegetación arvense en cultivos de secano. *Terralia* 50, 24-34.
- Navas ML y Garnier E. 2002. Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 23, 375-383.
- Navas M-L. 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research* 52, 479-488.
- Navas ML. 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research* 52, 479-488.
- Niinemets Æ y Fleck S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia* 132, 21-33.
- Niinemets Ü, Tobias M, Cescatti A y Sparrow A. 2006. Size-dependent variation in shoot light-harvesting efficiency in shade tolerant conifers. *International Journal of Plant Sciences* 167, 19-32.
- Niinemets Ü. 2010. Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management* 260, 1623-1639.
- Norsworthy JK y Oliveira MJ. 2004. Comparison of the critical period for weed control in wide- and narrow-row corn. *Weed Science* 52, 802-807.
- Oerke EC. 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* 144, 31-43.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH y Wagner H. 2012. *vegan: Community Ecology Package*. 2.0-3.
- Olsen J y Weiner J. 2007. The influence of *Triticum aestivum* density, sowing pattern and nitrogen fertilization on leaf area index and its spatial variation. *Basic and Applied Ecology* 8, 252-257.
- Olsen J, Kristensen L y Weiner J. 2005a. Effects of density and spatial pattern of winter wheat on suppression of different weed species. *Weed Science* 53, 690-694.

- Olsen J, Kristensen L y Weiner J. 2006. Influence of sowing density and spatial pattern of spring wheat (*Triticum aestivum*) on the suppression of different weed species. *Weed Biology and Management* 6, 165-173.
- Olsen J, Kristensen L, Weiner J y Griepentrog HW. 2005b. Increased density and spatial uniformity increase weed suppression by spring wheat. *Weed Research* 45, 316-321.
- Olsen JM, Griepentrog H-W, Nielsen J y Weiner J. 2012. How important are crop spatial pattern and density for weed suppression by spring wheat? *Weed Science* 60, 501-509.
- Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS y Dean LA. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. USDA Circular 939 Washington, DC.
- Ottman M y Welch L. 1989. Planting patterns and radiation interception, plant nutrient concentration and yield in corn. *Agronomy Journal* 81, 167-174.
- Ozpinar S y Baytekin H. 2006. Effects of tillage on biomass, roots, N-accumulation of vetch (*Vicia sativa* L.) on a clay loam soil in semi-arid conditions. *Field Crops Research* 96, 235-242.
- Pang JY, Yang JY, Ward P, Siddique KHM, Lambers H, Tibbett M y Ryan M. 2011. Contrasting responses to drought stress in herbaceous perennial legumes. *Plant and Soil* 348, 299-314.
- Paynter BH. 2010. Wide row spacing and rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) competition can decrease barley yield. *Weed Technology* 24, 310-318.
- Peruzzi A, Ginanni M, Fontanelli M, Raffaelli M y Barberi P. 2007. Innovative strategies for on-farm weed management in organic carrot. *Renewable Agriculture and Food Systems* 22, 246-259.
- Petit S y Fried G. 2012. Patterns of weed co-occurrence at the field and landscape level. *Journal of Vegetation Science* 23, 1137-1147.
- Petit S, Boursault A, Le Guilloux M, Munier-Jolain N y Reboud X. 2011. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 31, 309-317.
- Phalan B, Onial M, Balmford A y Green RE. 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: Land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289-1291.
- Pineda FD y Montalvo J. 1995. Dehesa systems in the Western Mediterranean. En: Halloday P y Gilmour DA (Eds.). *Conserving Biodiversity outside protected areas*. IUCN, 107-122.
- Pingali P y Raney T. 2005. From the Green Revolution to the Gene Revolution: How will the poor fare? FAO Agricultural and Development Economics Division. ESA Working Paper No. 05-09. Roma, Italia.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D y R Development Core Team. 2012. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-104.

- Pinke G, Pál R y Botta-Dukát Z. 2010. Effects of environmental factors on weed species composition of cereal and stubble fields in western Hungary. *Central European Journal of Biology* 5, 283-292.
- Poggio SL y Ghera CM. 2011. Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. *Weed Research* 51, 241-249.
- Pollnac FW, Maxwell BD y Menalled FD. 2009a. Weed community characteristics and crop performance: a neighbourhood approach. *Weed Research* 49, 242-250.
- Pollnac FW, Maxwell BD y Menalled FD. 2009b. Using species-area curves to examine weed communities in organic and conventional spring wheat systems. *Weed Science* 57, 241-247.
- Poorter L. 2009. Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181, 890-900.
- Portsmuth A y Niinemets Ü. 2007. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Functional Ecology* 21, 61-77.
- Postic J, Cosic J, Vrandecic K, Jurkovic D, Saleh AA y Leslie JF. 2012. Diversity of *Fusarium* Species Isolated from Weeds and Plant Debris in Croatia. *Journal of Phytopathology* 160, 76-81.
- Pottier J y Evette A. 2011. Spatial pattern and process at the plant neighbourhood scale: insights from communities dominated by the clonal grass *Elymus repens* (L.) Gould. *Journal of Vegetation Science* 22, 973-982.
- Pritchard T. 1960. Race formation in weedy species with special reference to *Euphorbia cyparissias* L. and *Hypericum perforatum* L. En: Harper JL (Ed.). *The biology of weeds*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, Reino Unido, pp. 61-66.
- Pronk TE. 2004. The role of plant traits in the regulation of diversity. Tesis doctoral. Universidad de Utrecht.
- Pujadas A y Hernández JE. 1988. Concepto de mala hierba. *ITEA* 75, 47-56.
- Pysek P, Jarosik V, Kropac Z, Chytrý M, Wild J y Tichý L. 2005. Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. *Agriculture Ecosystems & Environment* 109, 1-8.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: the R Foundation for Statistical Computing.
- Radosevich SR, Holt JS y Ghera CM. 1997. *Weed Ecology: Implications for Vegetation Management*. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Radosevich SR, Holt JS y Ghera CM. 2007. *Ecology of weeds and invasive plants: Relationship to agriculture and natural resource management*. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey, E.E.U.U.

- Ramankutty N y Foley JA. 1999. Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 997-1027.
- Rasmussen J. 2003. Punch planting, flame weeding and stale seedbed for weed control in row crops. *Weed Research* 43, 393-403.
- Regnier EE y Bakelana KB. 1995. Crop planting pattern effects on early growth and canopy shape of cultivated and wild oats (*Avena fatua*). *Weed Science* 43, 88-94.
- Reich PB, Knops J, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker M, Lee T, Wedink D, Naeem S, Bahaeddin D, Hendrey G, Jose S, Wragge K, Goth J y Bengston W. 2001. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature* 410, 809-812.
- Relyea RA. 2005. The impact of insecticides and herbicides on the biodiversity and productivity of aquatic communities. *Ecological Applications* 15, 618-627.
- Requier F, Odoux J-Fo, Tamic T, Moreau N, Henry MI, Decourtye A y Bretagnolle V. 2014. Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications* 25, 881-890.
- Robinson D, Davidson H, Trinder C y Brooker R. 2010. Root-shoot growth responses during interspecific competition quantified using allometric modelling. *Annals of Botany* 106, 921-926.
- Robinson D, Hodge A y Fitter AH. 2003. Constraints on the form and function of root systems. En: de Kroon H y Visser EJW (Eds.). *Root Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, páginas: 1-31.
- Roscher C, Temperton VM, Scherer-Lorenzen M, Schmitz M, Schumacher J, Schmid B, Buchmann N, Weisser WW y Schulze E-D. 2005. Overyielding in experimental grassland communities – irrespective of species pool or spatial scale. *Ecology Letters* 8, 419-429.
- Roschewitz I, Gabriel D, Tschardt T y Thies C. 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. *Journal of Applied Ecology* 42, 873-882.
- Ross J, Ross V y Koppel A. 2000. Estimation of leaf area and its vertical distribution during growth period. *Agricultural and Forest Meteorology* 101, 237-246.
- Royal Botanic Gardens Kew. 2008. Seed Information Database (SID). Version 7.1. <http://data.kew.org/sid/>
- Ruiz D, Escribano C y Fernández-Quintanilla C. 2006. Identifying associations among sterile oat (*Avena sterilis*) infestation level, landscape characteristics, and crop yields. *Weed Science* 54, 1113-1121.
- Ruiz RA y Bertero HD. 2008. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy* 29, 144-152.

- Rundlof M, Bengtsson J y Smith HG. 2008. Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance. *Journal of Applied Ecology* 45, 813-820.
- Saatkamp A, Affre L, Dutoit T y Poschlod P. 2011. Germination traits explain soil seed persistence across species: the case of Mediterranean annual plants in cereal fields. *Annals of Botany* 107, 415-426.
- Saatkamp A. 2009. Population dynamics and functional traits of annual plants – a comparative study on how rare and common arable weeds persist in agroecosystems. Páginas 152-172. Tesis de doctorado. Université Paul Cézanne Aix-Marseille III & Universität Regensburg
- Schall P, Lödige C, Beck M y Ammer C. 2012. Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. *Forest Ecology and Management* 266, 246-253.
- Schamp BS y Aarssen LW. 2013. Plant species size and density-dependent effects on growth and survival. *Journal of Vegetation Science* 25, 657-667.
- Scheper J, Reemer M, van Kats R, Ozinga WA, van der Linden GTJ, Schaminée JHJ, Siepel H y Kleijn D. 2014. Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111, 17552-17557.
- Schmidtke A, Rottstock T, Gaedke U y Fischer M. 2010. Plant community diversity and composition affect individual plant performance. *Oecologia* 164, 665-677.
- Schwinning S y Weiner J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113, 447-455.
- Semchenko M y Zobel K. 2005. The effect of breeding on allometry and phenotypic plasticity in four varieties of oat (*Avena sativa* L.). *Field Crops Research* 93, 151-168.
- Semchenko M, Abakumova M, Lepik A y Zobel K. 2013. Plants are least suppressed by their frequent neighbours: the relationship between competitive ability and spatial aggregation patterns. *Journal of Ecology* 101, 1313-1321.
- Shaner DL. 2014. Lessons learned from the history of herbicide resistance. *Weed Science* 62, 427-431.
- Sharratt BS y Gesch RW. 2004. Water use and root length density of *Cuphea* spp. influenced by row spacing and sowing date. *Agronomy Journal* 96, 1475-1480.
- Sharratt BS y McWilliams DA. 2005. Microclimatic and rooting characteristics of narrow-row versus conventional-row corn. *Agronomy Journal* 97, 1129-1135.
- Shennan C. 2008. Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363, 717-739.
- Singels A y Smit MA. 2009. Sugarcane response to row spacing-induced competition for light. *Field Crops Research* 113, 149-155.

- Skinner RH. 2005. Emergence and survival of pasture species sown in monocultures or mixtures. *Agronomy Journal* 97, 799-805.
- Smith P, Martino D, Cai Z, Gwary D, Janzen H, Kumar P, McCarl B, Ogle S, O'Mara F, Rice C, Scholes B, Sirotenko O, Howden M, McAllister T, Pan G, Romanenkov V, Schneider U, Towprayoon S, Wattenbach M y Smith J. 2008. Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363, 789-813.
- Spehn EM, Hector A, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Bazeley-White E, Beierkuhnlein C, Caldeira MC, Diemer M, Dimitrakopoulos PG, Finn JA, Freitas H, Giller PS, Good J, Harris R, Högberg P, Huss-Danell K, Jumpponen A, Koricheva J, Leadley PW, Loreau M, Minns A, Mulder CPH, O'Donovan G, Otway SJ, Palmborg C, Pereira JS, Pfisterer AB, Prinz A, Read DJ, Schulze ED, Siamantziouras ASD, Terry AC, Troumbis AY, Woodward FI, Yachi S y Lawton JH. 2005. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. *Ecological Monographs* 75, 37-63.
- Stachová T, Fibich P y Leps J. 2013. Plant density affects measures of biodiversity effects. *Journal of Plant Ecology* 6, 1-11.
- Sterck F, Bongers F y Newbery D. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153, 279-292.
- Stevens MHH, Bunker DE, Schnitzer SA y Carson WP. 2004. Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology* 92, 339-347.
- Stockdale EA, Lampkin NH, Hovi M, Keatinge R, Lennartsson EKM, Macdonald DW, Padel S, Tattersall FH, Wolfe MS y Watson CA. 2001. Agronomic and environmental implications of organic farming systems. *Advances in Agronomy* 70, 261-327.
- Stoll P y Prati D. 2001. Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82, 319-327.
- Storkey J y Cussans JW. 2007. Reconciling the conservation of in-field biodiversity with crop production using a simulation model of weed growth and competition. *Agriculture Ecosystems & Environment* 122, 173-182.
- Storkey J, Brooks D, Haughton A, Hawes C, Smith BM y Holland JM. 2013. Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *Journal of Ecology* 101, 38-46.
- Storkey J, Meyer S, Still KS y Leuschner C. 2012. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279, 1421-1429.
- Storkey J, Moss SR y Cussans JW. 2010. Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Science* 58, 39-46.
- Storkey J. 2004. Modelling seedling growth rates of 18 temperate arable weed species as a function of the environment and plant traits. *Annals of Botany* 93, 681-689.

- Storkey J. 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46, 513-522.
- Strahler A y Strahler A (Eds.). 2000. *Introducing physical geography*. Wiley, New York, Chichester.
- Sultan SE. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Acta Botanica Neerlandica* 44, 363-383.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5, 537-542.
- Sutcliffe OL y Kay QON. 2000. Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s. *Biological Conservation* 93, 1-8.
- Suzuki RO y Suzuki SN. 2011. Facilitative and competitive effects of a large species with defensive traits on a grazing-adapted, small species in a long-term deer grazing habitat. *Plant Ecology* 212, 343-351.
- Swamy SL, Mishra A y Puri S. 2003. Biomass production and root distribution of *Gmelina arborea* under an agrisilviculture system in subhumid tropics of Central India. *New Forests* 26, 167-186.
- Sweeney AE, Renner KA, Laboski C y Davis A. 2008. Effect of fertilizer nitrogen on weed emergence and growth. *Weed Science* 56, 714-721.
- Tardío J, Pascual H y Morales R. 2002. *Alimentos silvestres de Madrid*. Ediciones La Librería, Madrid.
- Teasdale J. 1995. Influence of narrow row/high population corn on weed control and light transmittance. *Weed Technology* 9, 113-118.
- Teich A, Smid A, Welacky T y Hamill A. 1993. Row-spacing and seed-rate effects on winter wheat in Ontario. *Canadian Journal of Plant Science* 73, 31-35.
- Tharp BE y Kells JJ. 2001. Effect of glufosinate-resistant corn (*Zea mays*) population and row spacing on light interception, corn yield, and common lambsquarters (*Chenopodium album*) growth. *Weed Technology* 15, 413-418.
- Thorup-Kristensen K y van den Boogaard R. 1998. Temporal and spatial root development of cauliflower (*Brassica oleracea* L. var. *botrytis* L.). *Plant and Soil* 201, 37-47.
- Thurston JM. 1951. Some experiments and field observations on the germination of wild oat (*Avena fatua* and *A. ludoviciana*) seeds in soil and the emergence of seedlings. *Annals of Applied Biology* 38, 812-823.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T y Lehman C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.
- Tirado R y Pugnaire FI. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111, 437-444.
- Torner C, Aibar J, Bellostas C, De Lucas C, Esparza M, Fernández-Quintanilla C, González-Andújar JL, González Ponce R, Izquierdo J, Navarrete L, Royuela M, Salas ML,

- Sánchez del Arco MJ, Santin I, Tiebas MI, Vitta J y Zaragoza C. 1999. Conclusiones de los trabajos sobre la competencia de las malas hierbas con los cereales de invierno en España. Sociedad Española de Malherbología. Congreso SEMh 1999. La malherbología en el siglo XXI. Logroño, 23-25 de noviembre de 1999
- Treberg MA y Turkington R. 2014. Species-Specific Responses to Community Density in an Unproductive Perennial Plant Community. *Plos One* 9, e102430.
- Tremmel DC y Bazzaz FA. 1993. How neighbor canopy architecture affects target plant performance. *Ecology* 74, 2114-2124.
- Tscharntke T, Clough Y, Wanger TC, Jackson L, Motzke I, Perfecto I, Vandermeer J y Whitbread A. 2012. Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation* 151, 53-59.
- Ulloa SM, Datta A y Knezevic SZ. 2010. Growth stage-influenced differential response of Foxtail and Pigweed species to broadcast flaming. *Weed Technology* 24, 319-325.
- Ulrich W, Almeida-Neto M y Gotelli NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118, 3-17.
- Unión Europea. 2007. Reglamento (CE) N° 834/2007 del Consejo de 28 de junio de 2007 sobre producción y etiquetado de los productos ecológicos. Disponible en: <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/ES/TXT/?uri=URISERV:f86000>
- Valiente-Banuet A y Verdú M. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. *Journal of Ecology* 96, 489-494.
- Valladares F y Niinemets Ü. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. En: Pugnaire F y Valladares F (Eds.). *Functional plant ecology*, segunda edición. Taylor & Francis Group, LLC.
- Vamerali T, Saccomani M, Bona S, Mosca G, Guarise M y Ganis A. 2003. A comparison of root characteristics in relation to nutrient and water stress in two maize hybrids. *Plant and Soil* 255, 157-167.
- Van Apeldoorn DF, Kempen B, Sonneveld MPW y Kok K. 2013. Co-evolution of landscape patterns and agricultural intensification: An example of dairy farming in a traditional Dutch landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 172, 16-23.
- Van der Putten WH, Mortimer SR, Hedlund K, Van Dijk C, Brown VK, Lepš J, Rodríguez-Barrueco C, Roy J, Diaz Len TA, Gormsen D, Korthals GW, Lavorel S, Santa Regina I y Smilauer P. 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124, 91-99.
- Van der Weide RY, Bleeker PO, Achten V, Lotz LAP, Fogelberg F y Melander B. 2008. Innovation in mechanical weed control in crop rows. *Weed Research* 48, 215-224.
- Van Elsen T. 2000. Species diversity as a task for organic agriculture in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 77 101-109.

- Van Kleunen M y Fischer M. 2005. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* 166, 49-60.
- Van Ruijven J y Berendse F. 2003. Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters* 6, 170-175.
- Vander Vorst P, Wicks G y Burnside O. 1983. Weed control in a winter wheat-corn-cofarming rotation. *Agronomy Journal* 75, 507-511.
- Vandermeer J y Perfecto I. 2005. The future of farming and conservation. *Science* 308, 1257.
- Vandermeer J. 1984. Plant competition and the yield-density relationship. *Journal of Theoretical Biology* 109, 393-399.
- Vanhala P, Lötjönen T, Hurme T y Salonen J. 2006. Managing *Sonchus arvensis* using mechanical and cultural methods. *Agricultural and Food Science* 15, 448-458.
- Vilà M, Vayreda J, Comas L, Ibáñez JJ, Mata T y Obón B. 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters* 10, 241-250.
- Vitta JI y Quintanilla CF. 1996. Canopy measurements as predictors of weed-crop competition. *Weed Science* 44, 511-516.
- Vogt DR, Murrell DR y Stoll P. 2010. Testing spatial theories of plant coexistence: no consistent differences in intra and interspecific interaction distances. *The American Naturalist* 175, 73-84.
- Von Wettberg EJ y Weiner J. 2004. Effects of distance to crop rows and to conspecific neighbours on the size of *Brassica napus* and *Veronica persica* weeds. *Basic and Applied Ecology* 5, 35-41.
- Wassmuth BE, Stoll P, Tscharnkte T y Thies C. 2009. Spatial aggregation facilitates coexistence and diversity of wild plant species in field margins. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 11, 127-135.
- Watkinson AR. 1980. Density-dependence in single-species populations of plants. *Journal of Theoretical Biology* 83, 345-357.
- Weigelt A, Schumacher J, Walther TIM, Bartelheimer M, Steinlein TOM y Beyschlag W. 2007. Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *Journal of Ecology* 95, 53-64.
- Weiner J y Freckleton R. 2010. Constant final yield. *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systematics* 41, 173-192.
- Weiner J, Campbell LG, Pino J y Echarte L. 2009. The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology* 97, 1220-1233.
- Weiner J, Griepentrog H-W y Kristensen L. 2001. Suppression of weeds by spring wheat *Triticum aestivum* increases with crop density and spatial uniformity. *Journal of Applied Ecology* 38, 784-790.

- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6, 207-215.
- Werger MJA, Hirose T, During HJ, Heil GW, Hikosaka K, Ito T, Nachinshonhor UG, Nagamatsu D, Shibasaki K, Takatsuki S, van Rheenen JW y Anten NPR. 2002. Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands. *Journal of Vegetation Science* 13, 615-626.
- Westerman PR, Wes JS, Kropff MJ y Van der Werf W. 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40, 824-836.
- Westgate M, Forcella F, Reicosky D y Somsen J. 1997. Rapid canopy closure for maize production in the northern US corn belt: Radiation-use efficiency and grain yield. *Field Crops Research* 49, 249-258.
- White SS, Renner KA, Menalled FD y Landis DA. 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. *Weed Science* 55, 606-612.
- Wickramasinghe LP, Harris S, Jones G y Jennings NV. 2004. Abundance and species richness of nocturnal insects on organic and conventional farms: Effects of agricultural intensification on bat foraging. *Conservation Biology* 18, 1283-1292.
- Willer H, Lernoud J y Kilcher L. 2013. The world of organic agriculture. Statistics and emerging trends 2013. FIBL I.Frick y Bonn.
- Wilson BJ, Wright KJ, Brain P, Clements M y Stephens E. 1995. Predicting the competitive effects of weed and crop density on weed biomass, weed seed production and crop yield in wheat. *Weed Research* 35, 265-278.
- World Resources Institute. 2005. Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. Washington, DC, E.E.U.U.
- Yang R, Liu L, Zan S, Tang J y Chen X. 2012. Plant species coexistence alleviates the impacts of lead on *Zea mays* L. *Journal of Environmental Sciences-China* 24, 396-401.
- Yin L, Cai Z y Zhong W. 2005. Changes in weed composition of winter wheat crops due to long-term fertilization. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107, 181-186.
- Zanin G, Otto S, Riello L y Borin M. 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture Ecosystems & Environment* 66, 177-188.
- Zhang Y, Chen HYH y Reich PB. 2012. Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of Ecology* 100, 742-749.

ABSTRACT

1. Weed management in organic farming

Weed management in organic farming looks toward harmonize crop production with the preservation of weed diversity and some of their abundance in order to assure the provision of certain ecosystem services. In organic farming, herbicides are neither authorized nor in accordance with its principles and farmers relay on other methods as the use of crop rotations and a variety of physical methods to manage weed species. Strategies to improve crop resource use efficiency and its capacity to outcompete weeds are also employed. In this regard, the use of varieties with a higher competitive ability, the increase in sowing density or the variation in crop spatial pattern does also merit attention.

In this thesis we address the effect of crop spatial pattern on the abundance and diversity of weed communities, as well as on the growth and yield of a wheat crop (*Triticum aestivum* L.).

1.1. Crop spatial pattern as a weed management strategy

Cereals are generally sown in rows. Rows can be considered long and narrow clumps where crop plants are aggregated linearly, whereas weeds concentrate on the space between rows. In some cases, cereals are sown with implements other than seed drills leading to random sowing patterns in which situations of high and low aggregation of crop plants occur. Theoretically it has been suggested that a highly uniform pattern, in which individual crop plants are evenly spaced, will result in the highest weed suppression, and this have been shown in some experimental works. However, a highly uniform pattern cannot be implemented in the drilling machines used by farmers nowadays, though reducing row distance can be easily achieved. We propose that very narrow row distances may reduce the clumping of crop plants in the row. This will increase mean distance between individual crop plants, whereas reducing the distance between crop and weeds. Cereals are sown in a way to allow an earlier germination of crop in relation to weeds. Reducing the distance

between crop and weed plants will allow crop-weed interactions to occur at a time where crop plants have a certain size advantage. Narrow distances will also lead to a faster and a more uniform occupation of above and below-ground space by crop plants permitting the crop to maintain its competitive advantage through the field season.

1.3. Objectives

The main objectives of this thesis were to characterize the effect of the variation of crop spatial pattern on the growth of crop and weeds and to quantify its effect on several weed morphofunctional traits related to light interception. We also aimed to characterize the effect of this type of management on weed community composition and biodiversity.

The following specific objectives were set:

1. To characterize the effect of crop sowing pattern on crop growth and yield production and on the density, biomass and survival of weeds.
2. To determine the effect of crop sowing pattern on light transmission through crop canopy and on some values of morphofunctional traits of crop and weeds.
3. To characterize the effect of crop sowing pattern on the abundance and the horizontal and vertical distribution of crop and weed root biomass.
4. To characterize the response of the composition and the taxonomic diversity of weed communities to crop sowing pattern.
5. To characterize the effect of local conditions, defined as the distance to the nearest crop individual and to the nearest weed neighbor as well as its species identity, on the survival, the size and the reproduction of one weed species, *Avena sterilis* L.
6. To identify morphofunctional strategies of weed species in relationship to light availability within crop canopies.
7. To characterize the relationship between weed and crop biomass production and weed diversity.

To accomplish with the objectives of this thesis we carried out a randomized block design experiment with three replications in which four crop sowing patterns were compared: three row patterns with rows 7, 12 and 17 cm apart and a pattern close to a random distribution. Crop used as a model was wheat (cv. Marius). The experiment lasted for three field seasons (2003 to 2006) and was performed in organic farming conditions. The effects of sowing pattern were recorded on the naturally occurring weed flora as well as on one

species *A. sterilis*, sown with experimental purposes. The study was conducted at El Encín Experimental Station (IMIDRA, Alcalá de Henares, Madrid; 40° 31'N; 3° 17'O).

2. Growth responses of crop and weed to crop sowing pattern

The first chapter of this thesis is a three-year field season study to investigate the effect of crop sowing pattern on crop cover, biomass and yield, as well as on the survival and the abundance of weeds and on the reproduction of one weed species *A. sterilis*. We found that, in general, crop sowing pattern did not affect crop cover or biomass. We found crop sown in rows to have slightly more yield than crop sown in a random pattern. Density and biomass of the whole weed community were neither influenced by crop sowing pattern, though these results may be, in part, explained by the influence of one weed species *A. sterilis*. Sowing pattern did neither affect *A. sterilis* reproduction. Weed survival did not differ between crop sowing patterns and was not affected by species richness, but it diminished as initial density increased. Results from this experiment do not show an advantage of sowing wheat at narrow distances in comparison to sowing it at wider distances or in a random pattern.

In this chapter we also aimed to investigate the effect of local conditions, defined as the distance to the nearest crop plant and to the nearest weed neighbor as well as neighbor species identity, on the size and reproduction of 183 individuals of *A. sterilis*. Data were obtained during 2004-2005 field season. Results shown that the probability of *A. sterilis* individuals to reproduce was slightly higher as the distance to the nearest wheat plant increased, but local conditions did not determine the size of individuals nor the number of panicles or spikelets per plant. The number of spikelets produced by individuals was a linear function of their size.

3. Response of crop and weed morphofunctional traits to crop sowing pattern and light transmission

In this chapter we analyzed whether crop sowing pattern determines light transmission (photosynthetic active radiation; PAR) through crop canopy and whether it had an influence on the average height, the leaf area index (LAI) and the leaf area ratio (LAR) of

the crop and the weed community, as well as on the specific leaf area (SLA) of wheat. Data were obtained during 2005-2006 field season. We also characterized the canopy structure of the community (crop + weed). To do that we computed the coefficient of variation in leaf area index between three height ranges (0-15 cm, 15-25 cm and over 25 cm) and calculate the floristic variability in LAI values in each of the three ranges by means of the Shannon diversity index. In addition we obtained the evenness in the species heights by computing the Gini coefficient. PAR transmission was only affected by crop sowing pattern at the stem elongation stage. PAR transmitted to ground was lower when crop was sown at 7 or 12 cm than at 17 cm. PAR values in the random pattern did not differ from those of any row pattern. In general, sowing pattern did not determine LAI, LAR or height of crop or weeds and nor had an effect on canopy structure of the community.

A second objective in this chapter was to identify morphofunctional strategies of weed species as a response to light availability. We used linear models to relate % of PAR measured at 15 cm (tillering stage) and at 25 cm (stem elongation stage) with several morphofunctional traits of the four most abundant weed species in the experiment: *A. sterilis*, *Papaver rhoeas* L., *Galium tricornutum* Dandy and *Veronica hederifolia* L. and to the rest of the species on the whole. Traits used were height, LAI, LAR and two ratios: height to biomass and height to LAI. Our results showed that *A. sterilis* did not respond to the light environment at tillering or at stem elongation stage. *P. rhoeas*, *G. tricornutum* and the less frequent species increased their height in response to reduced levels of PAR at tillering stage, whereas *P. rhoeas* and *G. tricornutum* increased their leaf area in response to reduced levels of PAR at stem elongation stage. We also found a positive relationship between *V. hederifolia* height and light availability at tillering stage. All species except *P. rhoeas*, increased their height as the density of conspecific individuals was higher.

4. Response of weed diversity and weed community composition to crop sowing pattern

In this three-field season study we aimed to characterize the effect of crop sowing pattern on the structure (community composition and biodiversity) of the weed community. Additionally we aimed to characterize the relationship between weed diversity and crop and weed above-ground primary production. We computed three diversity indices: species richness (S), the exponent of the Shnanon index ($e^{H'}$) and Pielou evenness index (J). We also performed detrended correspondence analyses (DCA) to identify the main axes

explaining variability in weed community composition in the experiment. Twenty-one weed species were found in 2005-2006 whereas 13 species were recorded in both of the other two field seasons. All species were commonly found in rain-fed cereal crops in the Iberian Peninsula. Neither S , $e^{H'}$, J or community composition differed between crop sowing patterns in any of the analyzed seasons.

In this study we also characterized the relationship between weed diversity (S , $e^{H'}$, J), weed composition (the first two axes of the DCA), and crop and weed biomass. We used biomass as proxy for primary production. Weed diversity was not a controlled variable in this study and we observed that both $e^{H'}$ and J were negatively related to weed density. To take this into account we also analyzed the above-mentioned relationships controlling for weed density effects. In the 2004-2005 field season we did not find any relationship between biomass and weed diversity. Weed biomass was positively related to J in 2005-2006 and to species richness in 2003-2004, but in the latter case the relationship was not significant after controlling for density effects. Crop biomass was positively related to the first axis of DCA in 2003-2004 and with species richness and $e^{H'}$ in 2005-2006 field season, but in the later season both relationships were dependent on weed density.

5. The effect of crop sowing pattern and weed diversity on crop and weed root biomass

This study was conducted to analyze the effect of crop sowing pattern on the abundance and the horizontal (within rows and in the row) and vertical (0 to 9 cm and 9 to 18 cm) distribution of crop and weed root biomass. We also aimed to test whether the intensity and the importance of competition of weeds on crop root biomass was influenced by crop sowing pattern and weed diversity ($e^{H'}$). The importance and the intensity of competition was characterized using two indices: CIMP and CR. Data were obtained from samplings at crop stem elongation stage in two field seasons (2004-2005 and 2005-2006). Crop sowing pattern did not have an effect on crop or weed biomass. Root biomass values were determined by the interaction between sampling depth (0 to 9 cm and 9 to 18 cm) and location (within rows and in the row). The intensity or importance of weed competition was neither affected by sowing pattern. The intensity and the importance of weed competition diminished as $e^{H'}$ increased in 2004-2005 field season.

An additional objective in this chapter was to characterize the relationship between weed diversity (S , $e^{H'}$ y J) and crop and weed below-ground biomass production. Root biomass

was used as proxy of belowground production. Results did not show any relationship between weed biomass and weed diversity (S , $e^{H'}$ or J). In 2004-2005 field season crop root biomass in the row location increased as $e^{H'}$ and J values were higher, but this relationship was not detected in 2005-2006.

RESUMEN

1. El manejo de la vegetación arvense en la agricultura ecológica

El manejo de las plantas arvenses en el contexto de la agricultura ecológica busca armonizar la producción de los cultivos con el mantenimiento de la diversidad de las comunidades arvenses de forma que se preserven los servicios ecosistémicos que estas prestan al agrosistema. En la agricultura ecológica, los herbicidas no están permitidos ni están en concordancia con los principios de esta agricultura. Los agricultores ecológicos utilizan métodos de control no químicos como la rotación de cultivos o la escarda mecánica con diversos aperos, para reducir las poblaciones de las especies arvenses. Además, se utilizan diversas estrategias para incrementar la eficiencia en el uso de los recursos por parte del cultivo y su capacidad para competir con las arvenses. En este sentido, el uso de variedades con elevada capacidad competitiva, el aumento en la densidad de siembra o la variación en el patrón espacial de siembra representan prácticas que merecen especial atención.

En esta memoria analizamos el efecto de la variación en el patrón de siembra sobre la diversidad y la abundancia de las comunidades arvenses, así como sobre el crecimiento y el rendimiento de un cultivo de trigo (*Triticum aestivum* L.).

1.1. La variación en el patrón de siembra como estrategia de manejo de la vegetación arvense

Los cereales se siembran, generalmente, en líneas. Las líneas de siembra pueden considerarse zonas donde la agregación de las plantas de cultivo es muy elevada, mientras que en el espacio entre líneas se concentran la mayoría de las plantas arvenses. En algunos casos, los cereales se siembran con aperos diferentes de las sembradoras que pueden dar lugar a un patrón de siembra cercano al azar. En esos casos coexisten situaciones de elevada agregación con otras donde la agregación de las plantas del cultivo es reducida. Se ha observado que un patrón completamente uniforme, en el que los individuos vecinos se encuentran separados entre sí a una distancia constante y similar, permite, en ciertas

circunstancias, la máxima supresión de las arvenses. Sin embargo, las sembradoras actuales no pueden modificarse para conseguir un patrón de este tipo, mientras que reducir la distancia entre líneas de siembra puede conseguirse fácilmente.

En este trabajo proponemos que distancias entre líneas de siembra muy estrechas pueden reducir la agregación del cultivo dentro de la línea de siembra, al tiempo que se reduce la distancia media de los individuos del cultivo a las plantas arvenses. La siembra de cereales se realiza de forma que la emergencia del cultivo sucede, generalmente, antes que la de las plantas arvenses. De esta forma, al reducir la distancia de siembra, la interacción entre las arvenses y el cultivo sucede en un momento en el que este tiene cierta ventaja en tamaño. Además, sugerimos que las distancias estrechas permiten una ocupación del espacio más uniforme por parte del cultivo, de forma que la ventaja competitiva de este sobre las arvenses se mantiene a lo largo de la campaña.

1.2. Objetivos

El objetivo general de esta memoria era caracterizar el efecto de la variación en el patrón espacial sobre el crecimiento del cultivo y de las arvenses y cuantificar su efecto sobre ciertos caracteres morfofuncionales relacionados con la interceptación de la luz. También se pretendía analizar el efecto de este tipo de manejo sobre la composición y la diversidad de las comunidades arvenses.

Se pretende alcanzar los siguientes objetivos concretos:

1. Caracterizar el efecto de la distancia de siembra sobre distintos parámetros productivos del cultivo y sobre la densidad, la biomasa y la supervivencia de las arvenses.
2. Determinar el efecto de la distancia de siembra sobre la transmisión de la luz, a través de la columna vertical de la vegetación, y sobre los valores de algunos caracteres morfofuncionales del cultivo y de la vegetación arvense.
3. Caracterizar el efecto de la distancia de siembra sobre la abundancia y la distribución vertical y horizontal de la biomasa radical del cultivo y de las arvenses.
4. Determinar la respuesta de la composición y de la diversidad taxonómica de las comunidades arvenses a la distancia de siembra.
5. Caracterizar el efecto de la distancia de *Avena sterilis* L. al cultivo y a otros individuos arvenses, sobre la supervivencia, el tamaño y la reproducción de los individuos de dicha especie.
6. Identificar estrategias morfofuncionales de las arvenses frente a escenarios con diferente disponibilidad de luz.

7. Caracterizar la relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y variables productivas de estas especies y del cultivo.

Para llevar a cabo los objetivos de esta memoria se diseñó un experimento, en bloques al azar con tres repeticiones, en el que se comparaban cuatro patrones de siembra. Tres patrones de siembra en líneas -líneas separadas 7, 12 y 17 cm- y un patrón aleatorio. Se utilizó un cultivo de trigo (cv. Marius) como cultivo modelo. El experimento se llevó a cabo durante tres campañas agrícolas en condiciones de agricultura ecológica. Los efectos del patrón de siembra se analizaron sobre la vegetación arvense espontánea de las parcelas y sobre una especie, *A. sterilis*, sembrada con motivos experimentales. El experimento se llevó a cabo en la finca “El Encín”, perteneciente al IMIDRA (Alcalá de Henares, Madrid; 40° 31'N; 3° 17'O).

2. Respuesta de parámetros productivos del cultivo y de las arvenses a la distancia de siembra de un trigo de invierno

El primer capítulo de esta memoria se corresponde con un estudio durante tres campañas agrícolas para analizar el efecto del patrón de siembra sobre la cobertura, la biomasa y la producción del cultivo, así como sobre la supervivencia y la abundancia de las especies arvenses, y sobre la reproducción de una de ellas, *A. sterilis*. En general, los resultados muestran que el patrón de siembra no afectó a la cobertura o la biomasa del cultivo en las campañas analizadas. El trigo sembrado en líneas obtuvo un rendimiento ligeramente mayor que aquel sembrado aleatoriamente. La densidad y la biomasa del conjunto de las arvenses, y la reproducción de *A. sterilis*, no difirieron entre patrones de siembra. En parte estos resultados pueden estar condicionados por el efecto de la especie arvense utilizada como patrón, *A. sterilis*, que es especialmente tolerante a la competencia. La supervivencia de las arvenses no estuvo condicionada por la riqueza de especies inicial de estas, ni por el patrón de siembra, pero se redujo conforme la densidad de individuos arvenses al inicio de la campaña era mayor. Los resultados de este experimento no muestran una clara ventaja de sembrar el cultivo a distancias pequeñas frente a sembrarlo a distancias mayores o de manera aleatoria.

En este capítulo también se estudió el efecto de las condiciones locales, definidas como la distancia a la planta del cultivo más próxima y al vecino arvense y la especie a la que este

pertenecía, sobre el tamaño y la reproducción de 183 individuos de *A. sterilis*. Los datos se obtuvieron durante la campaña 2004-2005. Los resultados mostraron que la probabilidad de que los individuos de *A. sterilis* se reprodujeran era ligeramente mayor conforme aumentaba la distancia a la planta de trigo más cercana. Sin embargo, las condiciones locales no determinaron el tamaño de los individuos o el número de estructuras reproductivas. El número de estas resultó ser una función lineal del tamaño de la planta.

3. Respuesta de atributos morfofuncionales del cultivo y de la vegetación arvense a la distancia de siembra de un trigo de invierno y a la disponibilidad de la luz

En este capítulo se analiza el efecto del patrón de siembra sobre la transmisión de la luz (radiación fotosintéticamente activa; PAR) a través del dosel del cultivo y su efecto sobre la altura, el índice de área foliar (LAI) y el cociente de área foliar (LAR) del cultivo y de la vegetación arvense, así como sobre el índice de área foliar específico (SLA) del cultivo. Además se analizó el efecto del patrón de siembra sobre la estructura del dosel de la comunidad (cultivo + arvenses). Para ello se calculó el coeficiente de variación en el índice de área foliar entre tres rangos de altura (0-15 cm, 15-25 cm y por encima de 25 cm) y se utilizó el índice de diversidad de Shannon para medir la variabilidad florística en el LAI en cada uno de esos rangos. Se estimó también la equitatividad en la distribución de alturas entre las diferentes especies presentes mediante el cálculo del coeficiente de Gini. Los datos se obtuvieron en la campaña 2005-2006. La transmisión de la PAR solo estuvo afectada por el patrón de siembra en el estado de encañado del cultivo. La PAR transmitida hasta el suelo fue menor cuando el cultivo se sembró a 7 o 12 cm que a 17 cm, mientras que los valores registrados en el patrón aleatorio no difirieron de ningún patrón de siembra en líneas. En general, el patrón de siembra no afectó al LAI, al LAR, al SLA o a la altura del cultivo o de las especies arvenses ni influyó sobre la estructura del dosel de la comunidad.

Un segundo objetivo de este capítulo fue identificar estrategias morfofuncionales de las especies arvenses en respuesta a la disponibilidad de luz. Se relacionó el porcentaje de PAR, medido en dos estados de desarrollo del cultivo (ahijamiento y encañado), con varios caracteres morfofuncionales (altura, LAI, LAR y los cocientes entre altura y biomasa y entre altura y LAI) de las cuatro especies arvenses más abundantes en el experimento: *A. sterilis*, *Papaver rhoeas* L., *Galium tricornutum* Dandy y *Veronica hederifolia* L., y del resto de especies en conjunto. Nuestros resultados muestran que *A. sterilis* no responde a la

disponibilidad de luz en ninguno de los estados analizados. *P. rhoeas*, *G. tricornutum* y el conjunto de las especies menos abundantes incrementaron su altura en respuesta a valores de PAR reducidos en el estado de ahijamiento. *P. rhoeas* y *G. tricornutum* incrementaron su área foliar en respuesta a valores de PAR reducidos en el estado de encañado. Se encontró una relación positiva entre la altura de *V. hederifolia* y la disponibilidad de luz en el estado de ahijamiento. Todas las especies excepto *P. rhoeas* incrementaron su altura conforme la densidad de individuos de la misma especie era más elevada.

4. Respuesta de la composición florística y de la diversidad de las comunidades arvenses a la distancia de siembra de un trigo de invierno

El objetivo en este estudio, llevado a cabo a lo largo de tres campañas agrícolas, fue analizar el efecto del patrón de siembra sobre la estructura (composición y diversidad) de la comunidad arvense. Se utilizaron tres índices de diversidad: la riqueza de especies (S), el exponente del índice de Shannon ($e^{H'}$) y el índice de equitatividad de Pielou (J) para caracterizar la diversidad arvense. Se utilizó un análisis de correspondencias (DCA) para identificar las principales tendencias de variación en la composición florística de las comunidades arvenses. En la campaña 2005-2006 se registraron 21 especies arvenses en el conjunto del experimento, mientras que en las otras dos campañas se registraron 13 especies. El patrón de siembra no influyó en la riqueza, la diversidad, la equitatividad o en la composición de las comunidades arvenses en ninguna de las campañas.

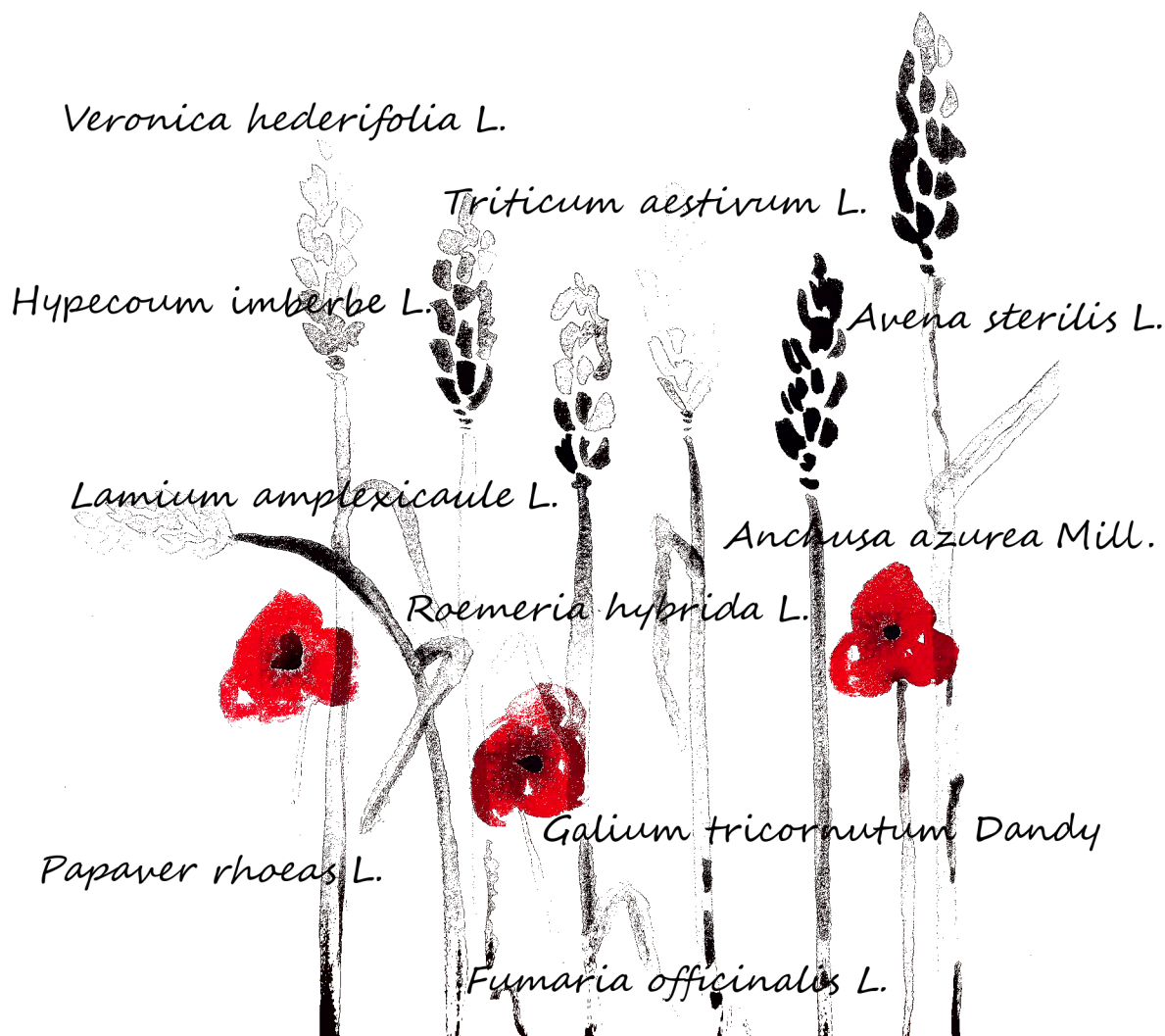
En este trabajo también se pretendía caracterizar la relación entre la diversidad arvense (S , $e^{H'}$, J), la composición de estas comunidades (los dos primeros ejes del DCA) y la producción primaria del cultivo y las especies arvenses. La biomasa aérea se utilizó como indicador de la producción primaria en las parcelas. La diversidad arvense no fue una variable controlada en nuestro estudio y se observó que tanto $e^{H'}$ como J se correlacionaban negativamente con la densidad arvense en todas las campañas. Para tener esto en cuenta, las relaciones entre la diversidad y la biomasa se analizaron también controlando la densidad arvense. En la campaña 2004-2005 no se encontraron relaciones significativas entre la biomasa y los índices de diversidad arvense. La biomasa arvense estuvo relacionada positivamente con J en 2005-2006 y con S en 2003-2004, pero en esta campaña la relación no fue significativa cuando se controlaron los efectos de la densidad arvense. La biomasa del cultivo estuvo relacionada positivamente con el primer eje del DCA en 2003-2004, y con S y $e^{H'}$ en la

campaña 2005-2006. En esta última campaña ambos efectos estaban condicionados por la densidad.

5. Efecto de la distancia de siembra y de la diversidad florística sobre la biomasa radical de un trigo de invierno y de la vegetación arvense asociada

En este capítulo se estudió el efecto del patrón de siembra sobre la abundancia y la distribución horizontal (línea de siembra y entre-línea) y vertical (0 - 9 cm y 9 - 18 cm) de la biomasa radical del cultivo y las especies arvenses. Además, se pretendía determinar si la intensidad y la importancia de la competencia entre las arvenses y el trigo estaban influidas por el patrón de siembra y la diversidad arvense ($e^{H'}$). La importancia y la intensidad de la competencia se caracterizaron usando dos índices: CIMP y CR. Los datos se obtuvieron en dos campañas agrícolas (2004-2005 y 2005-2006). El patrón de siembra no tuvo un efecto sobre la biomasa radical del trigo o de las arvenses. Los valores de biomasa de raíces del trigo estuvieron determinados por la interacción entre la profundidad (0 - 9 cm y 9 - 18 cm) y la localización (línea de siembra y entre-línea) del muestreo. La intensidad y la importancia de la competencia tampoco estuvieron influidas, en general, por el patrón de siembra. La intensidad y la importancia de la competencia disminuyeron conforme se incrementó $e^{H'}$ en la campaña 2004-2005.

Un objetivo adicional en este capítulo, era caracterizar la relación entre la diversidad arvense (S , $e^{H'}$ y J) y la biomasa radical de la vegetación. La biomasa radical se usó como un indicador de la producción primaria por parte del cultivo y las arvenses. Los resultados no mostraron ninguna relación entre la biomasa radical de las arvenses y los índices de diversidad (S , $e^{H'}$ o J). En la campaña 2004-2005 la biomasa radical del cultivo en la línea de siembra se incrementó conforme los valores de $e^{H'}$ y J eran mayores, pero esta relación no se detectó en la campaña 2005-2006.



Directores

José Manuel de Miguel Garcinuño

Luis Navarrete Martínez

El manejo de las plantas arvenses en el contexto de la agricultura ecológica busca armonizar la producción de los cultivos con el mantenimiento de la diversidad de las comunidades arvenses de forma que se preserven los servicios ecosistémicos que estas prestan al agrosistema. En la agricultura ecológica, los herbicidas no están permitidos ni están en concordancia con los principios de esta agricultura. Por el contrario, se utilizan métodos de control no químicos, como la rotación de cultivos o la escarda mecánica con diversos aperos, para reducir las poblaciones de estas especies. Además, se emplean diversas estrategias para incrementar la eficiencia en el uso de los recursos por parte del cultivo y su capacidad para competir con las arvenses. En esta memoria se analiza el efecto de la variación en el patrón de siembra sobre la diversidad y la abundancia de las comunidades arvenses, así como sobre el crecimiento y el rendimiento de un cultivo de trigo (*Triticum aestivum* L.). Además se caracteriza el efecto de este tipo de manejo sobre caracteres morfofuncionales de la vegetación relacionados con la interceptación de la luz. Conjuntamente se aborda el análisis de la relación entre la diversidad de las comunidades arvenses y la producción primaria de estas especies y del cultivo, y se identifican estrategias morfofuncionales de las arvenses frente a escenarios con diferente disponibilidad de luz.



UNIVERSIDAD
COMPLUTENSE
MADRID

imiDRA
Instituto
Madrieno de
Investigación
y Desarrollo
Rural, Agrario
y Alimentario